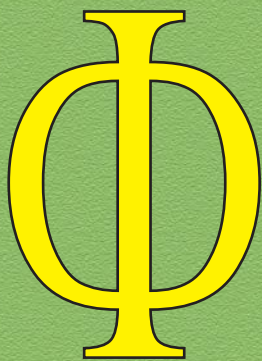




РАЗУМНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЯЗЫК
LANGUAGE AND REASONING



ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
А. В. КРУШИНСКОГО (1911—1984)



РАЗУМНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЯЗЫК

LANGUAGE AND REASONING

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
Л. В. КРУШИНСКОГО (1911—1984)



ЯЗЫКИ СЛАВЯНСКОЙ КУЛЬТУРЫ
МОСКВА 2013

УДК 573
ББК 28.0
Ф 79

Ф 79 Формирование поведения животных в норме и патологии: К 100-летию со дня рождения Л. В. Крушинского (1911—1984) / Сост. И. И. Полетаева, З. А. Зорина. — М.: Языки славянской культуры, 2013. — 528 с. — (Разумное поведение и язык. Language and Reasoning).

ISBN 978-5-9551-0654-0

Настоящая книга посвящена 100-летию Л. В. Крушинского, выдающегося отечественного нейробиолога, специалиста в области когнитивной науки, генетики поведения, нейрогенетики. Цель книги — дать картину исследований, основоположником которых он был и которые продолжают после его кончины.

Предназначена для специалистов в области нейробиологии, для студентов и аспирантов биологических, психологических и медицинских вузов.

The book is dedicated to 100th anniversary of Leonid V. Krushinsky, a prominent Russian neurobiologist (1911—1984), who worked in the field of cognitive science, behavior and neurogenetics. The objective of this monograph was to present the review of investigations which he initiated and which progressed after his decease.

The book is addressed to neurobiologists and graduate and post graduate students in biology, psychology and medicine.

ББК 28.0

*В оформлении переплета использована
фотография Torgeir Berge*

ISBN 978-5-9551-0654-0

© Авторы, 2013

© Сост. И. И. Полетаева, З. А. Зорина, 2013

© Языки славянской культуры, 2013

Электронная версия данного издания является собственностью издательства, и ее распространение без согласия издательства запрещается.

Оглавление

<i>З. А. Зорина, И. И. Полетаева</i> Предисловие составителей. Развитие концепции Л. В. Крушинского в современных исследованиях	9
---	---

Раздел 1. Л. В. Крушинский и современность. Исторические и биографические очерки

<i>А. Ф. Семиохина</i> Научное творчество Л. В. Крушинского	25
<i>А. Ф. Семиохина</i> Дмитрий Адрианович Флёсс	34
<i>З. А. Зорина, А. А. Смирнова</i> История экспериментального изучения когнитивных способностей животных и вклад Л. В. Крушинского в формирование современных представлений об элементарном мышлении	38
<i>Е. А. Гороховская</i> Л. В. Крушинский и этология	71
<i>М. Н. Сотская</i> Л. В. Крушинский и его роль в развитии кинологии	98

Раздел 2. Сравнительные исследования рассудочной деятельности животных

<i>З. А. Зорина, Т. А. Обозова</i> Вклад Л. В. Крушинского в изучение когнитивных способностей птиц и современное состояние этой проблемы	115
<i>А. А. Смирнова, З. А. Зорина</i> Когнитивные способности птиц: обобщение, использование понятий, символизация, умозаключения .	148
<i>М. Г. Плескачева, З. А. Зорина</i> Решение теста Ревеша-Крушинского животными разных систематических групп.	168
<i>М. Г. Плескачева, П. А. Купцов, И. В. Лебедев</i> Изучение механизмов пространственной когнитивной деятельности животных	194
<i>Д. А. Флёсс</i> Сравнительное изучение условного рефлекса на пространственное соотношение	211

Раздел 3. Способность к экстраполяции у мышей и генетические подходы к ее изучению

<i>И. И. Полетаева, Л. Г. Романова</i> Хромосомные мутации и способность лабораторных мышей к экстраполяции направления движения стимула	225
--	-----

<i>О. В. Перепелкина, И. Г. Лильн, Н. В. Маркина, В. А. Голибродо, И. И. Полетаева</i> Селекция мышей на большой и малый вес мозга . .	247
<i>О. В. Перепелкина, И. Г. Лильн, Н. В. Маркина, В. А. Голибродо, И. И. Полетаева</i> Первый опыт селекции мышей на высокую способность к экстраполяции	263

Раздел 4. Исследование рассудочной деятельности животных в природной среде обитания

<i>Я. К. Бадридзе</i> Формирование мышления волка в постнатальном онтогенезе	297
<i>В. С. Пажетнов</i> Развитие поведения медведей. Научная программа Л. В. Крушинского	315
<i>Т. А. Обозова</i> Изучение когнитивных способностей птиц в их естественной среде обитания	326

Раздел 5. Исследование аудиогенной эпилепсии и нарушений мозгового кровообращения у крыс линии Крушинского-Молодкиной

<i>И. И. Полетаева, И. Б. Федотова, Н. М. Сурина, З. А. Костына</i> Аудиогенная эпилепсия — биологический феномен и экспериментальная модель эпилепсии человека	351
<i>О. Е. Фадюкова, В. С. Кузенков, Крушинский А. Л., В. Б. Кошелев</i> Крысы Крушинского-Молодкиной — модель нарушений мозгового кровообращения: ишемическое прекондиционирование и устойчивость к звуковому стрессу	392

Раздел 6. Мозг и поведение. Общие проблемы

<i>Д. А. Сахаров</i> Гетерохимизм центральных генераторов поведения	405
<i>А. Л. Крушинский</i> Биофизические аспекты рассудочной деятельности . .	424
<i>Л. В. Крушинский</i> О возможном механизме рассудка	437
<i>И. И. Полетаева</i> Гипотеза Л. В. Крушинского «О возможном механизме рассудка» и развитие нейробиологии во второй половине XX века .	451
Заключение	455
Цитированная литература	457

Contents

<i>I. I. Poletaeva, Z. A. Zorina.</i> The preface. The evolution of ideas, developed by L. V. Krushinsky, in the contemporary researches	9
---	---

Part 1. L. V. Krushinsky and the science to-day. Historical and biographical essays

<i>A. F. Semiokhina.</i> L. V. Krushinsky's life in science	25
<i>A. F. Semiokhina.</i> Dmitri Adrianovich Fless	34
<i>Z. A. Zorina, A. A. Smirnova.</i> Experimental investigation of animal cognitive abilities. Historical view and the impact of L. V. Krushinsky in the modern concepts on elementary reasoning	38
<i>E. A. Gorokhovskaya.</i> L. V. Krushinsky and ethology	71
<i>M. N. Sotskaya.</i> L. V. Krushinsky and his role in the development of cynology	98

Part 2. Animal reasoning, comparative studies

<i>Z. A. Zorina, T. A. Obozova.</i> L. V. Krushinsky's contribution in the problem of bird cognitive abilities and the present state of the problem	115
<i>A. A. Smirnova, Z. A. Zorina.</i> Bird cognition: concept-formation, symbolization and inferential reasoning	148
<i>M. G. Pleskacheva, Z. A. Zorina.</i> Revecz-Krushinsky test, presented to species of various systematic groups	168
<i>M. G. Pleskacheva, P. A. Kupzov, I. V. Lebedev.</i> Mechanisms of spatial cognitive abilities in animals	194
<i>D. A. Fless.</i> Objects spatial relationships, comparative study of conditioning	211

Part 3. Mouse ability to solve the extrapolation task. Genetic aspects of the problem

<i>I. I. Poletaeva, L. G. Romanova.</i> Chromosomal mutations and the ability of laboratory mice for extrapolation of stimulus movement direction	225
<i>O. V. Perepelkina, V. A. Golibrodo, I. G. Lilp, I. I. Poletaeva.</i> Selection of mice for high and low brain weight	247
<i>O. V. Perepelkina, I. G. Lilp, N. V. Markina., V. A. Golibrodo, I. I. Poletaeva.</i> The first attempt to select mice for high extrapolation ability	263

Part 4. Investigations of animal reasoning ability in the natural habitats

<i>J. K. Badridze.</i> The postnatal ontogeny of thinking in wolves	297
<i>V. S. Pazhetnov.</i> Behavior development in brown bear. Scientific program created by L. V. Krushinsky	315
<i>T. A. Obozova.</i> Study of bird cognitive abilities in the natural habitats	326

Part 5. Audiogenic epilepsy and brain blood supply disturbances in Krushinsky-Molodkina rat strain

<i>I. I. Poletaeva, I. B. Fedotova, N. M. Surina, Z. A. Kostina.</i> Audiogenic epilepsy: biological phenomenon and experimental model of human epilepsy	351
<i>O. E. Fadukova, V. S. Kuzenkov, A. L. Krushinsky, V. B. Koshelev.</i> Experimental model of brain blood flow disturbances; ischemic preconditioning and the resistance to sound induced stress	392

Part 6. Brain and behavior. General problems

<i>D. A. Sakharov.</i> Heterochimism of central behavior generators	405
<i>A. L. Krushinsky.</i> Biophysical aspects of reasoning ability	424
<i>L. V. Krushinsky.</i> On possible mechanism of the mind	437
<i>I. I. Poletaeva.</i> The hypothesis of L. V. Krushinsky on «Possible mechanism of mind» and several ideas in neurobiology from the second part of XX century	451
Conclusion	455
Literature cited	457

ПРЕДИСЛОВИЕ СОСТАВИТЕЛЕЙ. РАЗВИТИЕ КОНЦЕПЦИИ Л. В. КРУШИНСКОГО В СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

З. А. Зорина, И. И. Полетаева

Эта коллективная монография посвящена столетию со дня рождения выдающегося нейробиолога, члена-корреспондента АН СССР, лауреата Ленинской премии Леонида Викторовича Крушинского (1911—1984). Леонид Викторович был одним из ведущих специалистов в области изучения поведения животных, причем в самых разных направлениях, таких как физиология ВНД, биология развития, генетика поведения. В основе его научных представлений лежал широкий общебиологический подход, позволивший сформировать три важных направления исследований — генетический подход к оценке формирования поведения (в действительности его можно назвать одним из первых в мире «нейрогенетиков»), разработка генетической модели судорожных состояний (выведение линии крыс с аудиогенной эпилепсией и изучение ее механизмов) и создание концепции об элементарной рассудочной деятельности животных.

Труды Л. В. Крушинского оставили заметный след в науке о поведении животных и продолжают активно развиваться благодаря работам созданной им лаборатории¹. Его наследие остается востребованным и спустя 30 лет после его кончины. Об этом свидетельствует живой интерес к Симпозиуму, посвященному 95-летию со дня его

¹ Первоначально (1951 г.) она называлась лабораторией патофизиологии, поскольку изучение аудиогенной эпилепсии было основной официальной темой ее исследований. Сначала она состояла из 2 сотрудников — самого Л. В. и его лаборантки, Людмилы Николаевны Молодкиной (1920—1993), тогда только что окончившей биолого-почвенный факультет МГУ. В лаборатории работали и студенты, воспоминания одного из них — Ю. Ф. Богданова — напечатаны в «Записках московского биолога». Чуть позже к работе присоединился Дмитрий Адрианович Флесс (1921—2002). Оба они проработали с Л. В. всю свою жизнь. В середине 1950-х гг. начались эксперименты по рассудочной деятельности животных, которые постепенно приобретали все больший масштаб, и в 1968 году в связи с расширением тематики исследований лаборатория была переименована в Лабораторию физиологии и генетики поведения. Численность лаборатории постепенно росла, в настоящее время она составляет 15 человек, возглавляет ее З. А. Зорина.

рождения (Съезд Физиологического общества, Москва, 2006), и к мероприятиям, посвященным его 100-летию: выставка в Дарвиновском музее «Размышляя о разуме» и Workshop «Высшие когнитивные функции животных» (5-я Международная конференция по когнитивным наукам, Калининград, 2012).

Мы не случайно назвали эту книгу «Формирование поведения животных в норме и патологии». Именно так называлась первая монография Л. В. Крушинского, которую он опубликовал более 50 лет назад (в 1960 году). Эта книга была его первым обобщающим трудом. В ней были описаны эксперименты по поведению животных, проведенные автором начиная с 1930-х годов, и она точно отражала диапазон его интересов. Книга вызвала большой интерес и уже в 1962 г. была переведена в США на английский язык.

Напомним построение той монографии — половину ее составляли главы, в которых автор обобщил свои фундаментальные исследования роли генетических (глава I, соотношение врожденного и приобретенного), типологических (глава II) и эндокринных (глава III) факторов в развитии поведения. Это был результат уже завершенных экспериментальных работ (1930—1940-е гг.), вошедших в его докторскую диссертацию (1948 г., подробнее об этом см. статью А. Ф. Семиохиной в настоящей книге). В главах IV и V он впервые подробно описал новые, ранее практически не исследованные аспекты поведения (аудиогенная эпилепсия и экстраполяционные рефлексy). Именно эти направления активно разрабатывались в 1970—1980-е гг.

Цель настоящей книги — показать, что и теоретические представления Л. В. Крушинского, и заложенные им направления экспериментального исследования поведения животных и патофизиологии мозга занимают достойное место в современной науке и активно развиваются. В ней собраны работы учеников и последователей Л. В. Крушинского, обобщающие уже новые исследования, источниками которых были работы, изложенные еще в первой его книге. Именно поэтому мы дали ей то же самое название.

Следует отметить, что научные интересы Л. В. Крушинского были значительно шире, чем тематика работ его лаборатории. Он активно интересовался и, как правило, позитивно оценивал новые направления нейробиологии. Это послужило для нас веским основанием для включения в книгу обзора одного из ведущих нейробиологов Д. А. Сахарова о гетерохимизме генераторов поведения, а также статьи А. Л. Крушинского о биофизических аспектах рассудочной деятельности, которая базируется на анализе гипотезы о механизмах элементарного мышления, выдвинутой в свое время Л. В. Крушин-

ским (об этой гипотезе см. также статью Л. В. Крушинского, которая является большой цитатой из его основной монографии, а также статьи И. И. Полетаевой и А. Л. Крушинского).

Отражением широты интересов и высокой эрудиции Л. В. Крушинского служит то, что в течение всего периода активной работы в области элементарной рассудочной деятельности животных он не переставал уделять внимание «патофизиологическому» направлению работы лаборатории. Глава IV первой монографии (под названием «Значение функционального состояния нервной системы в проявлении патологических реакций организма») — это обзор первых лет селекции крыс на предрасположенность к аудиогенной эпилепсии, т. е. одной из первых в мире генетических моделей судорожных состояний. В этой главе приводятся данные других авторов по проявлению этого признака у животных других линий. В ней описана «генеалогия» семьи крыс, послуживших прародителями современной линии КМ, но практически не рассматриваются генетические аспекты этой селекции (это и не удивительно, если вспомнить, что запрет на слово «генетика» был снят только после 1964 г). Однако модель судорожных состояний, полученная с помощью новой линии крыс, позволяла анализировать и более фундаментальные проблемы — общее состояние ЦНС животного на разных фазах припадка. Автор подробно описал феноменологию аудиогенного судорожного припадка и близких к нему патологий и дал аналитическую трактовку этим явлениям с позиций науки о высшей нервной деятельности. Он предположил, что ведущую роль в патогенезе припадка играют изменения в относительной силе возбуждения и торможения. И действительно, сейчас считается, что судорожный припадок в целом и «аудиогенные» судороги в частности связаны с дисбалансом нейротрансмиттерных систем мозга и, в первую очередь, глутаматергической (процесс «возбуждения») и ГАМКергической (процесс «торможения»). (См. [Семиохина и др. 2006], а также статьи И. И. Полетаевой и др. и О. Е. Фадюковой и др. в настоящей книге.) Следует отметить, что хотя аудиогенные судороги относятся к так называемой «рефлекторной» эпилепсии (refractory epilepsy), они представляют собой *неинвазивную* модель судорожных состояний человека. Ценность данной модели заключается в поразительной стабильности характеристик судорожного припадка и в возможности повторного воспроизведения судорог у одного и того же животного (что практически невозможно при использовании электрошока или хемотронвульсантов). В статьях, помещенных в настоящей монографии, описаны современное состояние линии крыс КМ, генетиче-

ская основа этого патологического признака и показаны перспективы использования этой модели в невропатологии.

Первоначально основное внимание лаборатории уделялось именно этой проблеме. Однако постепенно ситуация стала меняться в связи с успешным началом исследований в принципиально новом направлении. Это и было предметом рассмотрения в заключительной главе V монографии 1960 г. «Экспериментальное изучение зачатков рассудочной деятельности у животных (экстраполяционные рефлексy)». В дальнейшем эта работа превратилась в масштабное сравнительное физиолого-генетическое изучение проблемы биологических корней мышления и сознания человека, что и составляет наиболее значительную часть научного наследия Л. В. Крушинского. В этой главе были представлены первые экспериментальные данные о наличии у животных зачатков мышления, или, по введенному Л. В. позднее термину, — об элементарной рассудочной деятельности. Об этом свидетельствовала обнаруженная у животных ряда видов способность решать новые для них задачи не за счет обучения, а благодаря способности «оперировать эмпирическими законами, которые связывают предметы и явления внешнего мира». Одна из разработанных в тот период задач впоследствии стала универсальным инструментом для изучения мышления животных (задача на экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения). Способность к ее решению была названа в тот момент «экстраполяционным рефлексом»², что было уступкой господствовавшей в тот период ортодоксальной версии рефлекторной теории, которая практически исключала возможность наличия у животных каких-то иных форм высшей нервной деятельности, чем условный рефлекс.

Следует напомнить, что исторический период, когда Л. В. Крушинский обратился к проблеме мышления животных, был весьма неблагоприятным для подобных изысканий. В СССР повсеместно господствовали ортодоксальные последователи «павловской теории высшей нервной деятельности», весьма узко трактовавшие поведение животных и не допускавшие дискуссий на эту тему. В этот период замалчивались новаторские работы самого И. П. Павлова (1949. С. 17, заседание 13.11.1935), который в последние годы жизни обратился к изучению ВНД шимпанзе. Павлов признал, что у шимпанзе можно наблюдать поведение, которое «условным рефлексом не назовешь»,

² В настоящее время употребляется термин «задача на экстраполяцию», т. е. вместо «экстраполяционных рефлексy» говорится о способности животного к экстраполяции направления движения раздражителя, исчезающего из поля зрения животного.

в основе которого лежит «образование знания, улавливание нормальной связи вещей, зачатки того конкретного мышления, которым мы орудуем». Впрочем, и на Западе, где в 1950—1960-е гг. безраздельно господствовал бихевиоризм, к проблеме мышления животных также обращались лишь изредка и лишь отдельные исследователи.

Однако уже к концу 1960-х гг. в мировой науке проявился интерес к этим проблемам. Важным событием стала публикация результатов экспериментов американских психологов по обучению человекообразных обезьян простейшим незвуковым аналогам человеческого языка.

В конце 1970-х — начале 1980-х годов появились исследования пространственного поведения грызунов (*spatial cognition*), в которых развивались введенные в свое время Э. Толменом идеи о роли внутренних представлений, накопления знаний (*cognition*) о структуре лабиринта для формирования его «когнитивной карты». Это понятие было предложено Толменом для объяснений механизма ориентирования крысы в пространстве в противоположность представлениям господствовавшей в тот период теории «стимул-реакция» (см. [Amsel 1993; Terry 2009]).

Этот подход к трактовке механизмов поведения животных, основанный на постулировании наличия у них представлений, постепенно приобретал все большее распространение (см., например, [Premack 1983]). Л. В. Крушинский не застал бурного расцвета этих исследований и, соответственно, не имел возможности соотнести с их результатами свои идеи о способности животных к решению элементарных логических задач, разработанные им значительно раньше. Однако механизмы, на которых, как он предполагал, основаны решения элементарных логических задач, заключались именно в «оперировании» мысленным представлением о свойствах объекта (приманки) после его исчезновения из поля зрения. Постепенно предложенные им тесты стали называть когнитивными в соответствии с терминологией нового времени.

В мировой науке в 1970-е гг. разрабатывались новые экспериментальные модели, новые объекты исследования и в целом новые («когнитивные») подходы к изучению поведения.

Такое развитие науки о поведении было очень важным событием для Леонида Викторовича, т. к. убедительно подтверждало правоту его представлений, во многом опередивших свое время. В статье З. А. Зориной и А. А. Смирновой в настоящей книге дается краткий очерк истории и методологии когнитивных исследований вплоть до настоящего времени и обсуждается место работ Л. В. Крушинского в этой общей картине.

По мере активной работы лаборатории Л. В. Крушинского появились и новые подходы к изучению рассудочной деятельности, которые воплотились в новые методики тестирования способностей животных. Важной особенностью подхода Крушинского было использование таких тестов (адресованных высшим когнитивным функциям мозга), выполнение которых можно было оценить количественно. Это сегодня достаточно тривиальное требование в свое время четко отличало работы Л. В. Крушинского от исследований его предшественников, которые ограничивались, как правило, лишь констатацией факта проявления таких способностей. «Количественный» подход позволял сопоставлять не только выполнение тестов разными особями одного вида, но и корректно сопоставлять способности животных разных видов (млекопитающих, птиц и других крупных таксонов) с применением статистических методов.

В 1977 г. увидела свет главная монография Л. В. Крушинского «Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения», которая впоследствии дважды переиздавалась [Крушинский 1986/2009]. Феномен рассудочной деятельности животных был в ней впервые последовательно описан с позиций широкого сравнительного подхода (по данным выполнения тестов разной сложности животными более чем 30 видов пяти классов позвоночных). При этом когнитивные способности большинства этих видов были описаны практически впервые. Несколько позже зарубежные коллеги также стали расширять «спектр» используемых видов животных («отрываясь» от крыс и голубей), и в настоящее время их разнообразие достаточно высоко.

Одними из первых экспериментальных объектов при изучении способности к экстраполяции были птицы (врановые, куры, голуби), и впоследствии они всегда оставались в фокусе внимания Л. В. Крушинского и сотрудников его лаборатории. Статьи З. А. Зориной и А. А. Смирновой, а также З. А. Зориной и Т. А. Обозовой в настоящей книге — это обзор сравнительных исследований когнитивных способностей птиц, в том числе за последние два десятилетия.

Наряду с большим вниманием, которое уделялось в лаборатории оценке способности животных к экстраполяции, в экспериментальную практику были введены и новые тесты. Это был, во-первых, тест на оперирование эмпирической размерностью фигур, позволявший оценить способность к решению задач, связанных с пониманием животным пространственно-геометрических характеристик объектов. А во-вторых, была создана модификация теста на экстраполяцию, которая позволяла исследовать невербальное мышление человека,

прежде всего детей, и сравнивать его с поведением животных в аналогичных экспериментах³. Первые опыты на приматах (Н. П. Попова, А. Н. Гражданкина), а затем на воронах (З. А. Зорина) показали применимость этой методики для сравнительных исследований. Впервые подытоженные в новой монографии, результаты этих экспериментов продолжают оставаться не только важным источником информации о когнитивных способностях позвоночных разных видов (и разного уровня организации). Результаты исследования когнитивных способностей птиц семейства врановых, грызунов и приматов разных видов с помощью теста Ревеша-Крушинского представлены в статье М. Г. Плескачевой и З. А. Зориной в настоящей книге.

В монографии 1977 г., обобщая результаты новых исследований своей лаборатории, более широких и более разноплановых, чем в первые годы, Л. В. Крушинский впервые привлек внимание к важности комплексной оценки способностей животных к элементарной рассудочной деятельности. Он считал, что

...прогрессивная эволюция в животном мире шла в направлении увеличения способности к улавливанию большего числа эмпирических законов природы. Видимо, чем большее число законов, связывающих элементы внешнего мира, улавливают животные, тем более высокой рассудочной способностью они обладают [Крушинский 1986/2009].

Из этого следовала перспектива дальнейшего расширения арсенала применяемых методик и исследуемых форм мышления животных. В качестве одного из вариантов расширения тематики в начале 1980-х гг. Л. В. Крушинский предложил исследовать способность врановых к обобщению на модели «счета», продолжив тем самым исследования О. Келера [Koehler 1956]. Однако приступить к таким экспериментам удалось только в начале 1990-х гг. За прошедшие с тех пор годы нам удалось, используя методики оценки способности к «счету» и другие модели, описать способность врановых не только к обобщению и абстрагированию, но также к построению умозаключений и к оперированию символами (статья А. А. Смирновой и З. А. Зориной).

Следует также напомнить, что первые работы в этом направлении еще в начале 1980-х гг. предприняли Д. А. Флэсс и Е. И. Очин-

³ Л. В. Крушинский говорил о «логической задаче». Однако он использовал этот термин и по отношению к упомянутым выше методикам. При работе с животными мы называли ее тестом Ревеша-Крушинского (подробнее см. статью М. Г. Плескачевой и З. А. Зориной в настоящей монографии).

ская. Они показали, что собаки и черепахи способны как к обобщению относительного признака «пространственное расположение предметов», так и к формированию «установки на обучение». Эти данные в свое время не получили должной оценки и, соответственно, дальнейшего развития, поэтому мы сочли целесообразным включить в эту монографию статью Д. А. Флесса (1986).

Л. В. Крушинский был не только тонким экспериментатором в области нейробиологии, но и увлеченным натуралистом. Он отдавал много времени и внимания наблюдению за животными, как дикими, так и домашними. Именно наблюдательность позволила ему предположить, что в основе некоторых элементов охотничьего поведения собак лежит их способность экстренно принимать решение в новой для них ситуации, в том числе *экстраполировать* направление перемещения жертвы на скрытом от глаз участке ее пути. Благодаря этому и появились впервые упоминавшиеся выше элементарные логические задачи, которые позволили обнаружить зачатки мышления у многих видов позвоночных и исследовать их физиолого-генетические механизмы.

На протяжении всей жизни Л. В. Крушинский scrupulously записывал все, что ему удавалось увидеть во время охоты, прогулок по Подмоскovie, особенно в летние месяцы, которые он в течение десятков лет проводил на Валдае, в деревне Заозерье, находившейся тогда в глухих лесах. В конце жизни он обобщил эти наблюдения в рукописи книги, которую он хотел назвать «В таинственном мире, нас окружающем. Загадки поведения животных». Эту рукопись нам удалось опубликовать в 2006 г. По соображениям издательства она была названа «Записки московского биолога. Загадки поведения животных», — вторая часть названия сохранилась в авторском варианте.

В этой книге Л. В. Крушинский размышляет о многих общих проблемах поведения животных и указывает на необходимость знания поведения вида в естественной среде. Учитывая скептически-настороженное отношение многих к результатам эпизодических (а следовательно, единичных) наблюдений в природе, он пытается доказать их необходимость и информативность.

Изучение рассудочной деятельности в условиях свободного поведения приводило в основном к тому, что складывалось лишь впечатление о наличии у собак рассудка. Однако лабораторные эксперименты, которые были разработаны в результате этих впечатлений, их подтвердили. Они подтвердили и то, что сами наблюдения были

правильными. А это значит, что они имеют определенное научное значение [Крушинский 2006: 52].

Своеобразным развитием традиции сбора «полевых» данных является формирование в лаборатории базы данных о наблюдениях за поведением врановых в природных условиях [Зорина 2011], которые любезно предоставляют автору квалифицированные наблюдатели, прежде всего коллеги по Рабочей группе по изучению врановых птиц. Мы создаем также коллекцию «видеосюжетов», которые размещают в Интернете анонимные авторы, фиксирующие различные эпизоды поведения врановых в природной среде [Зорина, Лильп 2012]. Эта информация расширяет и документирует как репертуар видоспецифического поведения серой вороны (преимущественно), так и некоторые примеры проявлений рассудочной деятельности этих птиц.

Работы лаборатории и личность самого Л. В. Крушинского неизменно привлекали единомышленников. В нем относится, в первую очередь, типичный полевой зоолог В. С. Пажетнов⁴. Л. В. Крушинский стал «крестным отцом» уникального исследования по становлению поведения бурого медведя начиная с первых недель жизни, которое провел В. С. Пажетнов (см. статью в настоящей книге).

Онтогенез рассудочной деятельности волка исследовал (также получив импульс от общения с Л. В. Крушинским) биолог широкого профиля с зоологической и физиологической эрудицией — Я. К. Бадридзе. Исследования Бадридзе по онтогенезу рассудочной деятельности волка уникальны в том отношении, что и полученные данные, и их теоретическое осмысление идет в русле синтеза представлений двух таких крупных ученых как Л. В. Крушинский и И. С. Бериташвили (статья Я. К. Бадридзе в книге представляет только небольшую часть проведенных им исследований).

Как известно, упомянутые исследования дали и практический результат — для каждого из видов были разработаны методы воспитания детенышей, оставшихся без родителей, с учетом всех особенностей экологии вида [Бадридзе 2003; Пажетнов 2012]. Благодаря этим работам были успешно выполнены программы реинтродукции волка в Западной Грузии и бурого медведя в заповеднике «Брянский лес».

Таким образом, в настоящее время в лаборатории не только сохраняется заложенная Л. В. Крушинским традиция уважения к значимости наблюдений, сделанных в природе, но начаты и дают ин-

⁴ Доктор биологических наук, заслуженный эколог России, создатель биологической станции «Чистый лес», автор нескольких монографий, посвященных поведению и экологии бурого медведя Европейской части России.

интересные результаты экспериментальные исследования поведения диких животных в природе.

Отметим важность исследований такого рода на примере двух работ, проведенных с участием сотрудников нашей лаборатории на биостанции «Чистый лес» в конце 1990-х — начале 2000-х гг. По инициативе профессора Университета Цюрих-Ирхель (Швейцария) профессора Х.-П. Липпа (Н.-Р. Lipp), благодаря его энергии, а также доброжелательной помощи В. С. Пажетнова и его семьи, с 1993 г. функционирует российско-швейцарская лаборатория, в которой исследуют поведение животных в условиях, приближенных к естественным. Проблема, заставившая исследователей обратиться к таким экспериментам, заключалась в некоторой «ограниченности» возможностей эксперимента в лаборатории. Полученные на добротном и большом материале данные о большой роли того или иного признака поведения в биологии вида могут быть проверены только в экспериментах по «выживанию» животных в нелабораторной среде. С этой целью животных подвергают действию «экспериментального» естественного отбора⁵. Оказалось, что мыши, проявившие «когнитивные преимущества» в условиях опытов, не обнаружили более высокой выживаемости в условиях, приближенных к естественным [Полетаева и др. 2001]. И еще пример — мыши-нокауты по гену *r66^{Shr}* обнаружили замедление процессов старения и увеличение длительности жизни при разведении в лаборатории, но умирали достоверно быстрее в условиях, приближенных к естественным [Giorgio et al. 2012].

В русле «полевых» интересов Л. В. Крушинского находится и работа Т. А. Обозовой. Уже в наши дни она провела эксперименты с птицами, свободно живущими в их природной среде (см. ее статью в настоящей книге). Используя набор стандартных лабораторных методов (тест на «неисчезаемость», задача на экстраполяцию, оценка уровня обобщения относительных признаков «больше / меньше»), она смогла охарактеризовать когнитивные способности серокрылых чаек (*Larus glaucescens*). Поведение птиц этого вида ранее никогда не исследовали ни физиологи, ни психологи. В настоящее время Т. А. Обозова приступает к экспериментам на индивидуально помеченных большеклювых воронах популяции острова Шикотан.

⁵ Мыши разных, заранее определенных генотипов живут в открытых «вольерах», огороженных электрическим «пастухом» от наземных хищников, но открытых для нападения сверху со стороны хищных птиц. В вольерах имеются специальные укрытия, снабженные сеном, водой и пищей. Периодически, по прошествии каждого зимнего сезона, путем отлова оценивают число выживших мышей с разным генотипом [Полетаева и др. 2001; Vyssotski et al. 2001; Lewejohann et al. 2004; Giorgio et al. 2012; Landers et al. 2011; Daan et al. 2011].

Еще один пример экспериментов, осуществляемых непосредственно в природной среде обитания мышевидных грызунов — это работа, которая проводится в настоящее время М. Г. Плескачевой, П. А. Купцовым и И. В. Лебедевым на Звенигородской биостанции биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. Следует подчеркнуть, что это не просто наблюдения за поведением животных в естественных условиях, а современные эксперименты, сочетающие анализ пространственного поведения животного с оценкой активности участвующих в его проявлении мозговых структур у конкретной особи (см. их статью в настоящей монографии).

Еще одной важной стороной научной деятельности Л. В. Крушинского, тесно связанной с его основными научными интересами, была его просветительская деятельность. Он был проводником и пропагандистом новых течений в науке о поведении, в частности этологии. И опять это происходило в тот период, когда само слово «этология» нередко употреблялось как синоним «реакционной западной науки, отрицающей значимость павловской физиологии». А Л. В. Крушинский переписывался с К. Лоренцем и Н. Тинбергеном, создателями этологии, он был первым, кто еще в начале 1960-х гг. включил знакомство с этологией в свой лекционный курс. Эту сторону деятельности Крушинского описывает в своей статье Е. А. Гороховская.

В силу своих научных интересов Л. В. Крушинский был энтузиастом и пропагандистом идей генетики поведения, в течение многих лет он изучал наследование рабочих качеств у служебных собак. Он и сегодня считается одним из выдающихся отечественных кинологов. Данные по наследованию пассивно-оборонительной реакции собак и роли уровня возбудимости ЦНС в проявлении и выражении этого признака не утратили своего значения и сегодня (см. <http://www.zooprice.ru/dog/detail.php?ID=99832>, а также статью М. Н. Сотской в настоящей книге).

Современная кинология развивается по многим направлениям, некоторые из которых не существовали при жизни Л. В. Крушинского. Но они базируются на знаниях о поведении животных, сформировавшихся ранее. Это относится к практически очень важным исследованиям, получившим название «коррекция поведения». Такого рода исследования базируются на фундаментальных знаниях по биологии собаки и четких сведениях о механизмах обучения поведения, но также и на хорошем знании общей нейрофизиологии. Примером может служить фундаментальное руководство — «Клинические ме-

тоды коррекции поведения собак и кошек»⁶. Работы в этом направлении проводятся и в нашей стране, а молодые кинологи, некоторые из которых прошли подготовку в нашей лаборатории, с благодарностью отмечают большой вклад Л. В. Крушинского.

Одна из важных особенностей подхода Л. В. Крушинского к изучению мышления животных — внимание к генетической природе основ рассудочной деятельности животных. В монографии 1977 г. Л. В. Крушинский касается этой проблемы достаточно подробно. В ней описано сравнение успешности решения задачи на экстраполяцию животными дикими и одомашнированными форм в двух сериях работ. В одной — сравнивали решение задачи на экстраполяцию дикими красными лисицами и одомашнированными серебристо-черными лисицами (исследования М. Н. Сотской), во второй — проводили сравнение решения этого теста дикими крысами-пасюками и лабораторными крысами (работа Л. М. Кузнецовой) [Крушинский и др. 1975].

В дальнейшем, еще при жизни Л. В. Крушинского, было начато исследование возможных генетических основ способности мышей к экстраполяции. Обзор этих работ представлен в статье И. И. Полетаевой и Л. Г. Романовой.

В целом этот признак (способность к решению задачи на экстраполяцию раздражителя, исчезнувшего из поля зрения) оказался очень сложным для генетического исследования. Выполнение этого теста (помимо наличия способности к проведению элементарной логической операции) требует оптимального уровня таких показателей поведения как тревожность, исследовательская активность, рабочая память, реакция на новизну. Данные по исследованию способности к экстраполяции у мышей, селективных на большой и малый вес мозга, а также результаты эксперимента по селекции мышей на высокий уровень способности к экстраполяции приводятся в статьях настоящей монографии (2 статьи О. В. Перепелкиной и др.).

В заключение еще раз отметим, что лаборатория физиологии и генетики поведения, которую Л. В. Крушинский создал и которой руководил вплоть до своей кончины в 1984 году, продолжает и развивает научные направления, им заложенные. За годы существования лаборатории (с 1951 г.) было проведено исследование элементарной рассудочной деятельности нескольких десятков видов животных. Впервые была дана широкая сравнительная характеристика развития

⁶ К. Оверолл. Клинические методы коррекции поведения собак и кошек. Москва, Софион, 2005. Авторы приносят большую благодарность М. Д. Гроздовой, которая познакомила нас с этой замечательной книгой.

мышления у животных разных систематических групп, ее морфофизиологических основ и генетико-физиологических механизмов. Благодаря использованию комплекса различных когнитивных задач было убедительно показано, что рассудочная деятельность отличается по своим свойствам и механизмам от обучения. Увидели свет учебник «Основы этологии и генетики поведения» [Зорина и др. 1999, 2002, 2013], учебное пособие «Зоопсихология. Элементарное мышление животных» [Зорина, Полетаева 2001], востребованные студентами и преподавателями биологических и психологических специальностей и выдержавшие ряд переизданий, а также монография З. А. Зориной и А. А. Смирновой «О чем рассказали говорящие обезьяны». Создание этих книг базируется на фундаменте знаний, накопленных лабораторией Л. В. Крушинского.

К сожалению, наша лаборатория, работы которой известны и уважаемы в научном мире, продолжает оставаться практически единственным научным учреждением в нашей стране, которое исследует высшие когнитивные способности животных.

Подытоживая это развернутое представление монографии, посвященной столетию со дня рождения Л. В. Крушинского, считаем необходимым дать сконцентрированное в виде отдельных положений основное содержание его концепции о биологических основах элементарной рассудочной деятельности (мышления) животных, хотя и не все пункты этого списка нашли отражение в настоящей монографии.

Вот эти положения:

1. Способности, отвечающие определению рассудочной деятельности, существуют не только у человекообразных обезьян, но и у ряда видов рептилий, птиц и млекопитающих.
2. В пределах каждого класса позвоночных существуют градации в уровне развития рассудочной деятельности.
3. Степень развития рассудочной деятельности обнаруживает корреляцию с уровнем сложности морфофизиологической организации мозга.
4. Способность к ассоциативному и инструментальному обучению и к решению элементарных логических задач имеют разный морфофизиологический субстрат.
5. Чем выше уровень организации мозга, тем больше типов элементарных логических задач способны решать животные.
6. Способность к рассудочной деятельности появляется на более поздних этапах онтогенеза, чем способность к обучению.

7. Изменчивость в проявлении элементарной рассудочной деятельности в пределах одного вида имеет генетический компонент.

Составители и авторы настоящей монографии горячо надеются, что эта книга в определенной степени отразит общую картину результатов экспериментального исследования элементарной рассудочной деятельности животных, инициированного Л. В. Крушинским.

Раздел 1

Л. В. Крушинский
и современность.
Исторические
и биографические очерки

НАУЧНОЕ ТВОРЧЕСТВО Л. В. КРУШИНСКОГО

А. Ф. Семиохина

Леонид Викторович Крушинский (1911—1984) — член-корреспондент АН СССР, лауреат Ленинской премии, профессор МГУ им. М. В. Ломоносова — оставил богатое научное наследие в целом ряде областей биологии: физиологии ВНД, экспериментальной патофизиологии (аудиогенная эпилепсия), генетике поведения, этологии. Леонид Викторович исследовал закономерности формирования поведения животных как в патологических условиях (при развитии эпилептического приступа), так и в норме (при анализе проявлений разума у животных). Он был создателем учения об элементарной расщудочной деятельности животных. Счастливым сочетая тонкую наблюдательность натуралиста, высокий профессионализм, широкую эрудицию и искусство экспериментатора, Крушинский в своих трудах намного опередил свое время.

Свои первые научные исследования Л. В. выполнил под руководством проф. М. М. Завадовского в МГУ, на кафедре динамики развития организма. Его кандидатская диссертация «Проявление и выражение оборонительных реакций у собак» — одно из первых исследований по генетике поведения животных.

По рекомендации Н. К. Кольцова акад. Л. А. Орбели, ученик И. П. Павлова и его преемник на посту директора созданного Павловым Института физиологии, пригласил Леонида Викторовича быть консультантом работы по генетическим основам высшей нервной деятельности собак. Леонид Викторович проанализировал полученный при жизни Павлова материал по наследованию типов ВНД и показал, что уровень возбудимости животного и его предрасположенность к трусости наследуются в значительной степени независимо, но их взаимодействие сказывается на окончательном «поведенческом фенотипе». В эти же годы Крушинский впервые выдвинул гипотезу об уровне возбудимости мозга как модуляторе многих проявлений пове-

дения животных (см. также Полетаева И. И. «Крушинский и собаки Павлова», <http://www.zooprice.ru/dog/detail.php?ID=99832>).

Разработанная Л. В. Крушинским методика количественной оценки уровня возбудимости нервной системы собак послужила основой экспресс-метода отбора и дрессировки служебных собак для минорозыскной, противотанковой и санитарной служб во время Великой Отечественной войны. Леонид Викторович выезжал на фронт и в боевых условиях проверял работу подготовленных собак.

Исследования на служебных собаках Л. В. Крушинский продолжал и после войны — совместно с Д. А. Флэссом и Ю. И. Шар он разработал метод оценки остроты обоняния собак для их работы по следу (для использования в криминалистике). Работы по служебному собаководству не потеряли своей актуальности и сегодня, а книга «Служебная собака» (1952), соавтором которой является Л. В. Крушинский, широко используется кинологами и в наши дни.

Как ученый Леонид Викторович сформировался под влиянием таких крупных биологов старшего поколения, как Н. К. Кольцов, Д. П. Филатов, М. М. Завадовский, которые стояли у истоков отечественной биологии развития. В дальнейшем на протяжении всей своей жизни он придавал этому направлению первостепенное значение. Он рассматривал отдельные проблемы нейрофизиологии, генетики и этологии в свете общебиологических закономерностей развития организма. В работах Леонида Викторовича периода 1931—1948 гг. было четко показано, что поведение собаки нельзя рассматривать как проявление чисто врожденных и чисто приобретенных реакций. В конце 1940-х годов, обобщая свои исследования, он выдвинул принципиально новую концепцию об «унитарных реакциях» и «биологических формах» поведения животных. На примере оборонительной реакции собак он проанализировал целостные акты поведения, формирующиеся при различном соотношении врожденного и приобретенного компонентов поведения. Эти исследования легли в основу его докторской диссертации на тему «Анализ формирования поведения в онтогенезе», которую он защитил в 1947 г.

В 1951 г. Леонид Викторович организует в Московском университете лабораторию патофизиологии ВНД, позднее (1968 г.) переименованную в лабораторию физиологии и генетики поведения. В 1953 г. она вошла в состав кафедры высшей нервной деятельности. Его бывшие студенты Л. Н. Молодкина и Д. А. Флэсс стали первыми сотрудниками этой лаборатории.

Начиная с 1947 г. совместно с Л. Н. Молодкиной и Д. А. Флэссом Леонид Викторович работал над выведением линии крыс, позднее

названной линией Крушинского-Молодкиной (КМ). Эти крысы реагировали на действие сильного звука эпилептиформными припадками¹. Важную роль в поддержании этой линии в разные годы сыграли О. П. Полежаева, на которой лежало и материально-техническое обеспечение лаборатории, и М. Н. Сотская. В настоящее время эту трудную и ответственную работу выполняет З. А. Костына. Много позднее (в конце 1980-х годов), уже после смерти Леонида Викторовича, линия была переведена в инбредное состояние. Выведение этой линии крыс открыло возможность всесторонних нейрофизиологических и биохимических исследований аудиогенной эпилепсии и сопутствующих ей других патологических состояний, а также изучения способов их предотвращения. Как уже упоминалось, у крыс, предрасположенных к аудиогенной эпилепсии, после длительного действия звука развивались острые нарушения мозгового кровообращения. Миоклонический гиперкинез — еще одна форма судорог, характерная для крыс КМ, — вырабатывается у животного при систематическом ежедневном воздействии на него звуком и проявляется в виде коротких подергиваний мышц головы, шеи и туловища. Провокация судорог этого типа (по современной терминологии — *kindling*, или раскачка) считается продуктивной моделью так называемой височной формы эпилепсии человека.

Безусловно, важнейшей частью научного наследия Леонида Викторовича Крушинского является создание учения об элементарной рассудочной деятельности (ЭРД) животных как предистории интеллекта человека. Леонид Викторович дал собственное определение понятия ЭРД, разработал оригинальные методики ее исследования и критерии количественной оценки. Он определял ЭРД как способность животных улавливать эмпирические законы, связывающие предметы и явления среды, и оперировать этими законами при построении программы поведения в новых условиях. Одним из наиболее простых ее проявлений служит способность к экстраполяции — улавливанию направления движения биологически значимого раздражителя, исчезнувшего из поля зрения животного за укрытием. Этот тест можно предлагать животным всех таксономических групп позвоночных, независимо от уровня развития их центральной нервной системы, от рыб до приматов, включая человека. В результате многолетних усилий всей лаборатории к 1977 году способность к экстраполяции была изучена у десятков видов позвоночных, относящихся к пяти основным классам.

¹ См. статьи по аудиогенной эпилепсии в настоящей монографии (Полетаева и др., Фадюкова и др.).

Леонид Викторович с уважением относился к вкладу каждого из своих сотрудников в общую работу. Он никогда не «приписывался» к статьям, в которых не принимал прямого участия. Напротив, многие его крупные проблемные статьи в журналах и тематических сборниках выходили в соавторстве со всеми, кто участвовал в получении обсуждавшихся в них данных. Об этой установке Леонида Викторовича может свидетельствовать хотя бы тот факт, что на титульном листе монографии «Биологические основы рассудочной деятельности» написано: «Моим сотрудникам посвящаю этот труд».

Второй тест — определение способности к оперированию эмпирической размерностью фигур² — более труден для решения, и его предъявляли только животным с высокоразвитым мозгом, таким как собаки, волки, дельфины, медведи, обезьяны и среди птиц — врановые.

Третий тест (названный позднее тестом Ревеша-Крушинского) позволяет оценить способность субъекта экстренно определить закономерность скрытого перемещения объекта по ряду фиксированных позиций (см. рис.).



*Рис. 1. Тест Ревеша-Крушинского Л. С. Бондарчук и З. А. Зорина.
Эксперимент с галкой*

² Способность к распознаванию свойств двумерных и трехмерных фигур (предметов).

Способность к точному решению этого теста была обнаружена у отдельных (немногих) представителей врановых, приматов и крыс разных генотипов. У большинства же остальных особей изученных видов оптимизация поиска достигается за счет применения более простой стратегии — поиска в местах предшествующего получения корма.

Большое внимание Л. В. уделял роли генотипа в определении способности к элементарной рассудочной деятельности (первыми были эксперименты М. Н. Сотской с дикими и domesticiрованными лисицами, ИЦИГ СО АН СССР, Новосибирск). С этой целью проводились эксперименты на животных диких и domesticiрованных форм. Л. М. Кузнецова сравнивала способность к решению задачи на экстраполяцию у диких крыс-пасюков и лабораторных крыс разных линий. М. Н. Сотская исследовала способности к экстраполяции у рыжих лисиц (дикого типа) и целого ряда форм одомашненных лисиц. По приглашению академика Д. К. Беляева, которого связывали с Леонидом Викторовичем многолетние дружеские и творческие контакты, эксперименты с domesticiрованными лисицами М. Н. Сотская провела на звероферме Института цитологии и генетики СО АН СССР. Оказалось, что дикие животные решают предлагаемые им тесты лучше, чем domesticiрованные. Леонид Викторович объяснял причину такого различия тем, что при одомашнивании, когда, по представлениям Д. К. Беляева, происходит дестабилизирующий отбор, разрушаются «коадаптированные полигенные системы», сформировавшиеся в процессе длительной эволюции диких предков одомашненных животных, и это нарушает их способность адекватно реагировать на события, требующие быстрой поведенческой адаптации³.

Одним из наиболее распространенных возражений противников идеи существования у животных ЭРД была ссылка на разную экологическую специализацию видов, различающихся по данной способности. «Очевидно, — говорили они, — что хищные млекопитающие (у которых по экспериментальным данным Леонида Викторовича и его коллег ЭРД была развита лучше) уже в силу особенностей питания, например, выслеживания и преследования жертвы, изначально приспособлены к решению задач на экстраполяцию направления движения, и эти способности есть не что иное, как развитый инстинкт». Однако эксперименты Е. И. Очинской на двух видах чере-

³ В настоящее время М. Н. Сотская — известный кинолог и педагог-зоопсихолог. Ее очерк о значении работ Л. В. Крушинского для современной кинологии помещен в настоящей книге.

пах показали, что не только хищные, но и травоядные черепахи обладают высокой способностью к решению задачи на экстраполяцию.

Физиолого-генетические исследования убедительно показали, что ЭРД животных во многом обусловлена генотипом. В лаборатории Леонида Викторовича было исследовано поведение животных с измененным кариотипом: ди- и триплоидных форм рыб (Н. Б. Астаурова) и мышей с робертсоновскими транслокациями хромосом (И. И. Полетаева, Л. Г. Романова). Наряду с этим в лаборатории была проведена селекция двух линий мышей на большой и малый относительный вес мозга (Н. В. Попова, И. И. Полетаева, Л. Г. Романова). Физиолого-генетические исследования убедительно показали, что ЭРД животных во многом обусловлена генотипом. Проявление ЭРД находится также в прямой зависимости от морфофизиологических особенностей мозга и тонкого строения его нейронов (Л. П. Доброхотова).

Исследуя морфо-физиологические основы ЭРД животных, Леонид Викторович не мог обойти вопрос о формировании ее в онтогенезе. В последние годы его жизни было показано, что способность к экстраполяции и к оперированию эмпирической размерностью фигур обнаруживается у молодых врановых птиц значительно позднее, чем способность к сложным формам обучения. В дальнейшем было установлено, что у врановых птиц «созревание» способности к ЭРД совпадает во времени с завершением процесса миелинизации нервных волокон (З. А. Зорина, Н. В. Маркина). Исследование поведения черепах также показало, что в онтогенезе способность к обучению появляется значительно раньше, чем способность к ЭРД.

Указывая на различие механизмов, лежащих в основе обучения и рассудочной деятельности, Леонид Викторович всегда подчеркивал тесное взаимодействие этих компонентов и инстинктов в архитектонике сложного поведенческого акта.

Основываясь на богатом собственном экспериментальном материале, а также на современных достижениях нейрофизиологии и молекулярной генетики, Леонид Викторович выдвинул гипотезу о механизмах рассудочной деятельности, которая впервые была опубликована в 1974 г. в журнале «Природа».

Научные интересы Леонида Викторовича выходили далеко за рамки конкретной экспериментальной работы, которая проводилась в его лаборатории. Его теоретические разработки касались вопросов о роли рассудочной деятельности животных в обеспечении адаптивности поведения. Он подчеркивал, что благодаря рассудочной деятельности животное может решать новые задачи при первом же их появлении, не прибегая к пробам и ошибкам.

Задолго до оформления когнитивной этологии в самостоятельное направление он указывал на связь между уровнем рассудочной деятельности вида и сложностью его социального поведения. Еще в 1970-е гг. он сформулировал представление о том, что высокий уровень развития рассудочной деятельности определяет характер структуры сообществ и сложность социальных взаимодействий животных. Полученные с тех пор данные убедительно подтвердили его правоту.

Взгляды Леонида Викторовича на закономерности формирования поведения в процессе онтогенеза были близки представлениям этологов. Его работы были известны классикам этологии — Н. Тинбергену и К. Лоренцу, с которыми он имел содержательную переписку на протяжении по крайней мере двух десятилетий. Велика заслуга Леонида Викторовича и в популяризации этологии. Он знакомил студентов с основами этологии в те годы, когда официально она считалась «буржуазной лженаукой» (подробнее см. статью Е. А. Гороховской в настоящем сборнике). В 1970-е годы Леонид Викторович активно способствовал ее «легализации», выступив инициатором издания, автором предисловий или редактором перевода целого ряда книг этологов, в том числе широко известных руководств по поведению животных — Р. Шовена [1972], Р. Хайнда [1975], Д. Дьюсбери [1981], О. Меннинга [1982] и др. Перевод этих книг, до сих пор не потерявших своего значения, сыграл огромную роль в преодолении отрыва от мировой науки, который был неизбежным следствием времен железного занавеса.

В наши дни положение о наличии у животных разума не подвергается сомнению, но так было далеко не всегда. Первая работа Л. В. Крушинского по элементарной рассудочной деятельности животных, опубликованная в 1958 г. в «Докладах Академии Наук СССР», вызвала большой интерес и имела положительные отклики в прессе. Так, например, выдающийся отечественный зоопсихолог Н. Н. Ладыгина-Котс в беседе с корреспондентом ТАСС в конце 1950-х гг. отмечала ее оригинальность и новизну. По ее словам «Новый тип рефлексов, изучаемый Л. В. Крушинским, дает возможность определить механизмы, лежащие в основе удержания следов памяти раздражителя, т. е. появления у животных “представлений”. Последнее являются той базой, на которой формируется процесс мышления животных и их способность к “предусмотрительным” действиям». Эта оценка разительно контрастирует с настороженным и даже негативным отношением ученых, занимавшихся изучением высшей нервной деятельности животных только с помощью метода условных рефлексов.

Нужно было иметь большое мужество, чтобы не только провести исследование, не соответствующее установленным канонам, но и терпеливо и упорно доказывать свою правоту. В течение многих лет Л. В. Крушинскому с небольшой группой сотрудников приходилось отстаивать утверждение о наличии у животных разума в бурных дискуссиях в самых различных аудиториях и преодолевать неприятие этого факта ортодоксально настроенными биологами.

Здесь уместно напомнить, что Леонид Викторович всегда стремился к точным определениям и поиску методик, которые дали бы возможность объективной, количественной оценки физиологических процессов, определяющих поведение животных. И не случайно термин «экстраполяция» был заимствован Крушинским из математики.

Тем не менее, многоплановые экспериментальные исследования рассудочной деятельности с помощью различных методов давали настолько неопровержимый фактический материал, что число сторонников этих взглядов постепенно становилось все больше. В 1974 г. Л. В. Крушинского избрали в члены-корреспонденты Академии Наук СССР. В 1977 г. вышла в свет его монография «Биологические основы рассудочной деятельности», которая почти сразу же исчезла с прилавков книжных магазинов. В 1986 г., уже после смерти Л. В., вышло второе издание этой книги, дополненное новыми фактическими данными. В 1988 г. эта монография была удостоена Ленинской премии.

Разносторонне образованный ученый, Леонид Викторович считал, что для развития науки о поведении первостепенное значение имеет ее синтез с другими направлениями — нейрофизиологией, генетикой, молекулярной биологией — и на этом акцентировал внимание во многих своих теоретических работах. Его лаборатория работала в тесном контакте со многими научными учреждениями Академии наук СССР, Академии медицинских наук и кафедрами Московского университета. Еще в середине 1960-х годов началось плодотворное активное сотрудничество Леонида Викторовича и его коллег с различными лабораториями Института цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск). Сотрудники лаборатории поддерживали плодотворные научные контакты и проводили совместные исследования и с рядом других отечественных научных учреждений (Ин-т мозга АМН СССР, ИЭМ АМН СССР, Центр хирургии АМН СССР, Ин-т химической физики АН СССР и др.).

Леонид Викторович был замечательным педагогом. Он читал лекции в МГУ свыше 30 лет. Эти лекции отличались яркостью мысли, широтой общебиологического подхода к предмету, глубоким знанием истории науки. Он умел вдохновить слушателей своими идеями и

широким видением главных точек роста биологии. Он легко находил контакт со слушателями, и его лекции в небольших аудиториях нередко превращались в диалог заинтересованных единомышленников. Леонид Викторович умел создавать вокруг себя творческую и доброжелательную атмосферу, под его руководством было защищено свыше 30 кандидатских диссертаций, он воспитал четырех докторов наук.

Труды Л. В. Крушинского, ставшие классическими еще при его жизни, представляют собой неоценимый вклад в теорию поведения. Он являл собой высокий образец ученого, бескорыстно служившего науке, принципиального и мужественного борца за ее чистоту. Это был благородный человек с высокоразвитым чувством долга, интеллигентный и демократичный. Созданные Л. В. Крушинским научные направления живут и успешно развиваются, а его идеи будут основой дальнейших исследований формирования поведения животных в норме и патологии.

ДМИТРИЙ АДРИАНОВИЧ ФЛЁСС

А. Ф. Семиохина

Есть категория людей, ушедших из жизни, образ которых с годами не только не тускнеет, но обретает новые черты, свидетельствующие о значимости, неординарности личности. К таковым относится и Дмитрий Адрианович Флёсс.

Вся его сознательная жизнь была связана с Московским университетом. Он поступил на биолого-почвенный факультет сразу после окончания Великой Отечественной Войны.

Д. А. Флёсс ушел на фронт 20-летним юношей. Он был артиллеристом-наводчиком, сражаясь на тяжелейших участках Орловско-Курской дуги. Под Сталинградом он был тяжело ранен и чудом остался в живых. За мужество, проявленное в боях под Сталинградом, был награжден медалью «За отвагу».

Еще будучи студентом младших курсов, Дмитрий Адрианович проявил незаурядные способности к научно-исследовательской работе. Особый интерес у него вызывало поведение животных, и он всю жизнь посвятил изучению их поведения в норме и патологии.

Д. А. Флёсс стал первым аспирантом Леонида Викторовича Крушинского, совместно с которым были проведены первые опыты по экстраполяции, что является одним из критериев элементарной расщудочной деятельности животных.

Л. В. Крушинский по праву считал Дмитрия Адриановича, наряду с Людмилой Николаевной Молодкиной, одним из основателей научного направления лаборатории. Несколько позднее деятельное участие в становлении лаборатории (тогда лаборатории патофизиологии) и оснащении кафедры научным оборудованием и учебными пособиями в новом здании факультета приняла Л. П. Доброхотова.

Материалы кандидатской диссертации Д. А. Флёсса по изучению чутья у собак и разработанные им методики не потеряли своей актуальности до сих пор. Эти данные востребованы и сегодня в служебном собаководстве.

Дмитрий Адрианович был бескомпромиссным, эрудированным и глубоким ученым. В постановке экспериментов и, особенно, в обработке результатов он был скрупулезен до педантизма, но каждый его довод был четко аргументирован и с ним нельзя было не соглашаться.

Круг научных интересов Флэсса был весьма широк, но главным направлением его исследований был анализ поведения разных животных в норме и патологии с помощью различных фармакологических средств и их комбинаций.

Наряду с использованием классических для исследований брома и кофеина, Д. А. Флэсс начал (одним из первых) исследовать действие широкого спектра различных противосудорожных препаратов, транквилизаторов, ноотропных средств, нейрорепарантов, холинолитиков и холиномиметиков, токсических и фосфорорганических соединений.

Всего было испытано более 20 подобных веществ и в ряде случаев показано их корригирующее действие на судорожные состояния, фобии и другие нарушения физиологических функций организма в эксперименте. Путем фармакологического анализа он приходит к выводу о преимущественно холинэргической природе механизма расстройств деятельности.

С участием Дмитрия Адриановича были получены также важные для клиники данные о терапевтическом влиянии гипербарической оксигенации на острые нарушения кровообращения у крыс старшего возраста.

Фармакологическому направлению исследований, которое возглавлял Дмитрий Адрианович, Л. В. Крушинский придавал большое значение, справедливо полагая, что применение фармакологических средств с известным характером действия на организм позволяет не только лучше понять механизм изучаемого поведения, но и находить пути коррекции в случае его патологического нарушения.

В 1961 г. Д. А. Флэсс был приглашен во Францию в акустическую лабораторию Национального Института агрономических исследований, возглавляемую профессором Р.Г. Бюснелем. В этой лаборатории он, совместно с д-ром А. Леманн, выполнил важное исследование по влиянию нового вещества люцидрила на аудиогенные судорожные припадки у крыс и показал его ярко выраженный терапевтический эффект. Он выявил также более широкий спектр действия люцидрила, показав, в частности, что он улучшает способность к экстраполяци у собак.

В Париже Д. А. Флэсс посетил целый ряд лабораторий и встретился с видными французскими учеными: профессорами Фессаром,

Леманьяном (Колледж де Франс), Буасье (кафедра фармакологии Ecole Medicine) и др.

С проф. Бюснелем, д-р Леманн и проф. Куаролем (военный госпиталь Валь-де-Грас) Д. А. Флэсс вел регулярную деловую переписку в течение ряда лет. После этого он неоднократно получал приглашения на научные симпозиумы во Францию, но в 1960-е годы такие поездки было довольно сложно осуществить по формальным причинам.

Д. А. Флэсса глубоко интересовало сравнительное изучение рассудочной деятельности животных разных таксономических групп. Вместе с другими сотрудниками лаборатории и студентами он ставит опыты на черепахах, птицах, кошках, собаках, детально изучает соотношение условных рефлексов и рассудочной деятельности. В конце 1970-х гг. он расширяет спектр своих интересов и начинает исследовать способность животных к обобщению. Практически все его работы выполнялись в тесном сотрудничестве с Еленой Ивановной Очинской.

В последние годы Дмитрий Адрианович активно и весьма успешно занимался изучением рассудочной деятельности дельфинов вместе с Ю. Д. Стародубцевым. Было показано, что дельфины способны к обобщению условного рефлекса на относительный признак — взаимное расположение предметов, что свидетельствует о наличии у дельфинов способности к элементарной абстракции.

Дмитрий Адрианович Флэсс был тонким наблюдателем: при изучении рефлекторной эпилепсии он обнаружил наличие новой, ранее не описанной, «инвертированной» стадии парабриоза (отсутствие двигательного возбуждения в ответ на звук и появление этой реакции при выключении звонка). Эта стадия характерна для глубокого запредельного торможения, приводящего к прекращению аудиогенного судорожного припадка у крыс.

Он разрабатывал оригинальные методики и вносил усовершенствования в старые методики изучения рассудочной деятельности, что позволяло проводить более точный анализ изучаемого явления и полученных результатов. Им внесен большой вклад в развитие всех основных направлений работы лаборатории физиологии и генетики поведения.

Д. А. Флэсс — автор 64 научных публикаций в российских и иностранных изданиях. Он был научным редактором первой монографии Л. В. Крушинского «Формирование поведения животных в норме и патологии», которая почти сразу была переведена и издана в США (1962 г.).

Дмитрий Адрианович был чутким и внимательным наставником молодых исследователей. Под его руководством было выполнено

свыше 20 дипломных работ, защищены две кандидатские диссертации. Его ученики неизменно с глубокой благодарностью вспоминают время общения с ним. Его дотошность в экспериментах, в обработке результатов и в их трактовке, тщательное редактирование каждого текста, высочайшая требовательность ко всем сторонам профессии оставляли неизгладимое впечатление и вызвали желание следовать его примеру.

Дмитрий Адрианович был широко образованным и глубоким ученым, увлеченным охотником, интеллигентным и доброжелательным человеком, наделенным незаурядным чувством юмора. Все, кто знал его, относились к нему с большим уважением и доверием.

ИСТОРИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ЖИВОТНЫХ И ВКЛАД Л. В. КРУШИНСКОГО В ФОРМИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ЭЛЕМЕНТАРНОМ МЫШЛЕНИИ

*З. А. Зорина, А. А. Смирнова**

В этой статье мы попытаемся кратко описать историю исследований, которые позволяют считать доказанным, что у животных есть зачатки мышления.

Проблема высших когнитивных функций животных как биологической предпосылки мышления и сознания человека всегда была объектом пристального внимания и дискуссий и делила научное сообщество на два непримиримых лагеря. К одному принадлежали последователи Ч. Дарвина, который писал, что «из всех человеческих способностей разум, несомненно, ставится на первое место, но лишь немногие могут отрицать, что разница между психикой человека и высших животных, как бы она ни была велика, это разница в степени, а не в качестве» [Дарвин 1953: 134]. У этой точки зрения всегда имелись противники, не менее, а может быть, и более многочисленные, чем ее сторонники. Постепенно доля противников сокращалась, однако разрешать этот спор можно было только экспериментальным путем, с помощью опытов, которые доказывали бы, что у современных животных имеются в зачатке аналоги (прообразы) высших психических функций человека, и которые показывали бы, в чем именно они состоят и какова мера их сходства с человеческими.

Изучение этой проблемы имеет уже вековую историю, и в настоящее время можно считать доказанным, что животным ряда таксономических групп свойственны различные проявления мышления, прежде всего, способность к «отысканию и открытию существенно нового» [Брушлинский 2003], к экстренному (при первом же предъ-

* Переработанный и расширенный текст статьи Зориной З. А. и Смирновой А. А. «История и методы экспериментального изучения мышления животных» в колл. монографии «Современная экспериментальная психология»: В 2 т. / Под ред. В. А. Барабанщикова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2011. Т. 1. С. 61—87.

явлении) решению новых задач в ситуации, для выхода из которой нет «готового решения» [Келер 1930; Крушинский 1986; Ладыгина-Котс 1959; Лурия 1973]. Показано также, что животные способны к «обобщенному и опосредованному отражению действительности», которое позволяет наиболее высокоорганизованным из них формировать даже отвлеченные довербальные понятия «число», «сходство», «больше» [Зорина, Смирнова 2008; Ладыгина-Котс 1963; Новоселова 2001; Смирнова 2011; Фирсов, Чиженков 2003; 2004; Lazareva, Wasserman 2008; Mackintosh 2000; Tomasello, Call 1997; 2011; Rumbaugh et al. 2011].

Работами ряда исследователей из разных лабораторий доказана способность антропоидов, а также врановых птиц и попугаев к транзитивному умозаключению [Зорина и др. 1995; Лазарева и др. 2000; Boysen et al. 1996; Gillan 1981; Lazareva et al. 2004; Premack, Premack 2003] и к умозаключению по аналогии [Bovet, Vauclair 2001; Flemming et al. 2008; Gillan et al. 1981; Oden et al. 2001; Thompson, Oden 2000; Vonk 2003; Zorina, Smirnova 2005].

Наконец, показано, что высокоразвитая операция обобщения создает основу для усвоения и оперирования символами. Способность к символизации описана у высших позвоночных как в относительно простых лабораторных экспериментах [Biro, Matsuzawa 2001; Boysen et al. 1996; Boysen, Berntson 1989; Boysen, Hallberg 2000; Matsuzawa 2003; Pepperberg 1987; 1999; 2007; Rumbaugh, Washburn 1993; 2003; Tomonaga, Matsuzawa 2002], так и в условиях обучения антропоидов простым незвуковым аналогам языка человека (см. [Зорина 2011a; Зорина, Смирнова 2006; Рамбо, Биран 2000; Fields et al. 2007; Fouts, Waters 2001; Fouts, Mills 1997/2002; Gardner, Gardner 1969; 1998; Savage-Rumbaugh, Lewin 1994; Savage-Rumbaugh et al. 2000; 2006; Gillespie-Lynch et al. 2011; Lyn et al. 2011 a, b; Rumbaugh et al. 2011]), многие черты человеческого мышления в той или иной форме встречаются у животных и могут рассматриваться как его прообраз.

Цель статьи — описать историю формирования современных представлений о когнитивных способностях животных и показать, какой вклад внес в их формирование Л. В. Крушинский и некоторые другие наиболее известные отечественные специалисты.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ МЫШЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В XX—XXI ВВ.

В первом десятилетии XX века были заложены основы экспериментальных подходов к исследованию поведения и психики животных и

возникли основные направления современной психологии и физиологии, связанные с их изучением. Труды И. П. Павлова заложили основы физиологии высшей нервной деятельности. В развитии отечественной зоо- и сравнительной психологии важную роль сыграла работа В. А. Вагнера [1902] «Биологический метод в зоопсихологии». В этой работе он предвосхитил многие стороны современной методологии исследований поведения и психики животных. Одним из первых он разработал «критерии разделения врожденного и приобретенного» (анатомио-физиологический; онтогенетический; биопсихологический), а также наметил основные подходы (филогенетический и онтогенетический) к изучению природы и эволюции поведения, прежде всего инстинктивного. Наряду с теоретическими разработками Вагнер занимался сравнительным изучением природы инстинктов, «строительного» поведения десятков видов пауков, городской ласточки и других животных.

Особую роль для формирования и развития экспериментальной и сравнительной психологии и возникновения бихевиоризма сыграли работы Э. Торндайка, который с помощью «проблемного ящика» пытался исследовать интеллект животных как способность к решению новых задач. Однако структура его методики была такова, что животное никак не могло догадаться, как открывается дверь камеры, поскольку механизм (система веревок и блоков) находился вне поля зрения животного, да и вряд ли был доступен их пониманию. Поэтому животному приходилось выяснять это лишь постепенно, в результате серии беспорядочных случайных действий. В силу этого, поставив задачу изучать мышление животных, Торндайк описал другую, хотя и не менее важную сторону их психики — способность обучаться методом проб и ошибок.

Во втором десятилетии XX века появились первые экспериментальные свидетельства наличия у животных зачатков мышления. Н. Н. Ладыгина-Котс в процессе 2,5-летних наблюдений за детенышем шимпанзе впервые собрала огромный материал практически обо всех сторонах его поведения и психики и заложила основы сравнительного изучения онтогенеза психики приматов. Исследование познавательных способностей [Ладыгина-Котс 1923], которому было уделено особое внимание, позволило обнаружить способность шимпанзе к обобщению и абстрагированию. Тем самым впервые было доказано наличие зачатков мышления, по крайней мере, у человекообразных обезьян. Важно подчеркнуть, что еще в 1925 г. она указывала, что при рассмотрении высших когнитивных функций животных

...следует отбрасывать все обычно взаимно перемешиваемые понятия, такие как ум, разум, рассудок, и заменять их термином «мышление», подразумевая под этим последним только логическое, самостоятельное мышление, сопровождающееся процессами абстрагирования, образованием понятий, суждений, умозаключений [Ладыгина-Котс 1925].

Данные, собранные Ладыгиной-Котс в этот период, не устарели до сих пор и составляют фундамент не только отечественной зоопсихологии, но и приматологии, а также этологии. Свою программу наблюдений и приемы описания поведения шимпанзе она применила в 1920-е гг., наблюдая за развитием поведения собственного ребенка (см. ниже). Используемые в этой работе экспериментальные подходы востребованы и в настоящее время: методика «выбора на образец» широко применяется в сравнительных исследованиях когнитивных функций (например, [Lazareva, Wasserman 2008; Smirnova et al. 2000; Zentall et al. 2008]), а метод воспитания детенышей приматов в человеческой семье — один из залогов успеха в работе с антропоидами, осваивающими аналоги человеческого языка в упомянутых «языковых» проектах американских психологов.

На протяжении всей своей жизни Н. Н. Ладыгина-Котс занималась изучением мышления животных как «Предпосылки человеческого мышления». Именно так она назвала свою последнюю монографию [1965].

В те же 1910-е гг. В. Келер ([Kohler 1917], цит. по [Келер 1930]) обнаружил у шимпанзе способность к экстренному решению новых задач не методом проб и ошибок, а за счет механизма, получившего название «инсайт» («проникновение» или «озарение»). Имелись в виду ситуации, когда животное решало задачу при первом же предъявлении, без слепых проб и ошибок, и достигало этого благодаря тому, что «выявляло объективные отношения между элементами ситуации, существенные для успешного решения» [Келер 1930: 204].

Такая возможность возникала благодаря отличию предложенных Келером «орудийных» задач от задач в «проблемном ящике» Э. Торндайка. Это отличие состоит в том, что «эксперименты, при помощи которых мы испытывали животных, ставили последних перед вполне актуальной данной ситуацией, в которой также и решение могло быть тотчас же актуально выполнено» [Там же: 226], т. е. было возможно без предварительных проб и ошибок. Иными словами, он первым применил в эксперименте задачи, для которых, согласно определению А. Р. Лурия [1973], у животного не было «готового» решения. Анали-

зируя поведение обезьян в процессе решения, он пришел к выводу, что «разумное решение в этой интеллектуальной сфере необходимо зависит от характера структуры данного оптического поля постольку, поскольку оно должно протекать в форме динамических, направленных процессов сообразно данной структуре» (с. 205). Он впервые описал некоторые операции, которые обеспечивают «разумное решение» этих задач. Из его наблюдений следовало, что в основе решения лежит именно способность «произвольно оперировать образами», мысленно оценивать пространственную структуру задачи (например, положение банана и расстояние до него), представлять конечный результат и составлять программу решения. На основании полученных результатов В. Келер пришел к выводу, что

мы находим у шимпанзе разумное поведение того же самого рода, что и у человека, <...> хотя оно не всегда имеет внешнее сходство с действиями человека, но самый тип разумного поведения может быть у них установлен с достоверностью при соответственно выбранных для исследования условиях [Келер 1930: 203].

Эта работа получила большой резонанс, хотя и до настоящего времени остается предметом дискуссий (см. [Фирсов, Чиженков 2003]). Однако разработанный Келером метод создания проблемных ситуаций, которые требовали использования орудий, до настоящего времени широко используется для изучения когнитивных способностей животных (подробнее см. ниже).

Эти обращения к проблеме мышления животных были единственными на фоне активно расширявшегося потока работ бихевиористов и сторонников павловской теории условных рефлексов, представления которых о механизмах поведения укладывались в рамки теории «стимул-реакция» и не рассматривали возможности наличия у животных более сложных ментальных процессов [Watson 1913].

В 1920-е гг. гипотеза о наличии у животных зачатков мышления приобретает известность и постепенно находит поддержку ряда психологов, физиологов и эволюционистов (например, [Бериташвили 1932; Выготский 1996; Северцов 1922]) Получает распространение и введенная В. Келером в научный обиход методика — появляются новые варианты «орудийных» задач, в которых видимую, но физически недоступную приманку можно добыть при помощи «орудий».

Благодаря этому открытия Келера получили новые экспериментальные подтверждения в опытах на приматах (например, [Yerkes 1925]). Наряду с этим появляются и новые методики, предназначен-

ные для работы с более примитивными животными, что позволило описать некоторые элементарные формы мышления, например, у грызунов [Maier 1929].

Метод «орудийных» задач продолжает все более активно использоваться на протяжении всего XX века в разных формах. Чтобы спровоцировать обезьян на употребление (а иногда и изготовление) «орудий» для достижения приманки, ее либо подвешивали на большой высоте или располагали на значительном расстоянии от вольеры, предлагая ящики, палки или тесемки для преодоления этого расстояния [Келер 1930; И. П. Павлов 1949; Денисов 1958; Новоселова 2001; Рогинский 1948; Rumbaugh et al. 2000]. В других случаях ее помещали в разного рода узкие трубки [Ладыгина-Котс 1959; Филиппова 2011; Йеркс 1925; Visalberghi, Frigaszy 1995; Weir et al. 2002] или в более сложные устройства, для проникновения в которые также требовались какие-то вспомогательные средства [Счастный 1972; Фирсов 1977]. Наконец, в знаменитых опытах в лаборатории И. П. Павлова [1949; Денисов 1958; Фирсов 2007] для получения приманки требовалось потушить пламя спиртовки. В 1990—2000-е гг. различные модификации задач на извлечение приманки из трубок получили особое распространение ([Bird, Emery 2009; Taylor et al. 2009; Visalberghi, Frigaszy 1995] и др.).

Следующее десятилетие — **1930-е гг.** — оказалось насыщенным целым рядом событий, важных для понимания проблемы мышления животных. Оно ознаменовано появлением необихевиоризма, основоположник которого Э. Толмен предложил новый (когнитивный) подход к анализу поведения. В противоположность господствовавшей в западной науке теории «стимул-реакция» он предположил, что формула поведения должна включать не только S и R (стимул и реакцию), но и «промежуточные переменные». Этим средним звеном являются, по Толмену [1932], недоступные прямому наблюдению психические процессы — ожидания, установки, а главное, знания (cognition), которые животное приобретает «обо всех деталях ситуации, не совершая при этом никаких действий (проб и ошибок). Эти знания организуются и хранятся таким образом, чтобы их можно было использовать, когда они понадобятся» [Толмен 1932]. По выражению Толмена, у находящегося в лабиринте животного образуется «когнитивная карта» («cognitive map») или «мысленный план» лабиринта или любого другого пространства. Основой для этой гипотезы послужило экспериментальное изучение обучения крыс в лабиринте. Различные варианты «лабиринтных» методик широко применяются и в настоящее время. Они позволяют исследовать физиолого-генети-

ческие, а также молекулярно-биологические основы пространственного поведения как млекопитающих, так и птиц [Плескачева 2008]. Взгляды Э. Толмена явились важным вкладом в формирование когнитивной науки и в понимание возможных механизмов мышления.

Следует упомянуть, что близкие представлениям Э. Толмена идеи высказывал И. С. Бериташвили [1932], который считал, что наряду с условно-рефлекторным у животных есть поведение, «направляемое образом», или «психонервным процессом представления». Его идеи активно развивали его ученики (грузинская школа физиологии. См. [Натишвили 1987], а также статью Бадридзе в этой книге).

К этому же периоду — **началу 1930-х гг.** — относят и возникновение этологии как самостоятельной науки, направленной на изучение видоспецифических (инстинктивных) основ поведения [Гороховская 2001]. Изучение мышления и сознания в задачи классической этологии не входило, хотя ее основоположники — и К. Лоренц, и Н. Тинберген — считали их наличие у животных очевидным фактом. Так, например, Н. Тинберген писал, что «...присущая животным способность к примитивным формам предвидения и улавливания причинно-следственных связей послужила основой для появления соответствующих особенностей поведения человека» [Tinbergen 1963: 420]. К непосредственному изучению феномена «мышление животных» этологи обратились лишь в 1960-е гг. (см. ниже).

Однако в конце XX века долгосрочные наблюдения этологов за поведением животных в природе (первыми были результаты наблюдений Гудолл [Goodall 1965] за свободно живущими шимпанзе) принесли доказательства того, что акты мышления вносят существенный вклад в обеспечение адаптивности поведения. Эти исследования послужили основой для развития когнитивной этологии, которая позднее — в 1960-е гг. — стала отдельным направлением в изучении поведения. В задачи этой науки входит изучение эволюции интеллекта на основе наблюдений за животными в их природной среде обитания ([Резникова 2005; Allen, Bekoff 1997]; подробнее ниже).

В этот же период — в середине 1930-х гг. — появляется книга Н. Н. Ладыгиной-Котс [1935] «Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях», огромный труд в двух томах, в котором впервые было проведено фундаментальное сравнительное описание онтогенеза многочисленных аспектов поведения и психики шимпанзе и человека. Общеизвестно значение этой книги и ее место в мировой науке, поэтому хотелось бы только упомянуть о приведенной в конце подробной таблице, где эти обширные и разноплановые сравнительные данные систематизиро-

ваны в соответствии с четкой классификацией. Надежда Николаевна проанализировала 51 «черту поведения» и разделила их на VIII категорий. Для каждого признака указано его наличие или отсутствие и степень его выражения у ребенка и у шимпанзе. Такая организация материала позволила автору провести его сравнительный анализ, а в настоящее время может служить некой матрицей, на которую накладываются многочисленные новые данные о психике антропоидов.

Многие стороны психики шимпанзе и ребенка Н. Н. Ладыгина-Котс описала и сравнила практически первой: например, отсутствие до 4 лет узнавания своего отражения в зеркале у антропоида и ребенка, сходство в использовании указательного жеста, склонность к рисованию, способность уже в этом раннем возрасте учитывать не только поведение окружающих, но и их намерения и предполагаемые действия, способность к «предумышленным действиям, обману, наивной хитрости». В этом Н. Н. Ладыгина-Котс также намного опередила свое время, потому что, начиная с 1970—1980-х гг., изучение именно этих сторон поведения — *theory of mind* (модель психического), *social cognition*, *machiavellian intelligence* — составило одну из важных областей современных исследований как у когнитивных этологов (в природе), так и у психологов (эксперименты в неволе).

Этот перечень можно было бы продолжить, но ограничимся отрывком из обобщения, сделанного Н. Н. Ладыгиной-Котс в заключительной части монографии. Она пишет:

Сходство дитяти шимпанзе со сверстником-человеком обнаруживается во многих пунктах, но лишь при поверхностном наблюдении обоих малышей в инстинктивных, игровых, эмоциональных явлениях; оно особенно велико при сопоставлении их поведения в сравнительно нейтральных сферах действия — в некоторых видах игр <...>, во внешнем выражении главных эмоций, в волевых действиях, в некоторых УР навыках, в элементарных интеллектуальных процессах (любопытстве, наблюдательности, узнавании, уподоблении), в нейтральных звуках <...>, но как скоро мы начинаем углублять наш анализ и пытаемся провести знаки равенства между одинаковыми формами поведения у обоих малышей, мы <...> вынуждены поставить знаки неравенства, обращенные развилком то в сторону шимпанзе, то в сторону человека. И в конечном результате мы наблюдаем дивергентное расхождение обоих созданий. И в итоге оказывается, что чем более витально важные биологические черты мы берем для сравнения, тем чаще шимпанзе получает перевес над человеком; но чем более высокие и тонкие психические качества

входят в центр нашего аналитического внимания, тем чаще шимпанзе уступает в них человеку [Ладыгина-Котс 2011: 270].

И, наконец, мы находим у человека такие специфические черты, которых мы совершенно не можем отыскать у шимпанзе. <...> С другой стороны, замечательно то, что у шимпанзе мы не находим ни одной психической черты, которая не была бы свойственна человеку на той или иной стадии его развития [Там же: 471].

Важно отметить, что Надежда Николаевна планировала издать еще одну монографию «Способность шимпанзе к различению формы, величины, количества, к счету, к анализу и к синтезу», которая была целиком посвящена сравнительному анализу мышления ребенка и шимпанзенка. Однако в тот период сделать это не удалось из-за неблагоприятной политической обстановки, а впоследствии рукопись была утрачена, и судьба ее в настоящее время не известна.

Несмотря на выявленные ею многочисленные черты сходства в психике антропоидов и человека, Надежда Николаевна не соглашалась с мнением Р. Йеркса, что шимпанзе — это почти человек (*almost human*). Она подчеркивала, что «они, несомненно, животные и никоим образом не люди, но животные, стоящие очень близко к первому маршу лестницы, называемой антропогенезом» [Ладыгина-Котс 1935: 488].

Другое важное событие **середины 1930-х гг.** — работы И. П. Павлова, который поставил задачу опровергнуть представления В. Келера о наличии у антропоидов более сложных форм высшей нервной деятельности, чем условно-рефлекторные. В **1934—1935 гг.** он повторил его опыты, предлагая шимпанзе Рафаэлю те же варианты орудийных задач. Кроме того, его сотрудник П. К. Денисов [1958]² предложил собственные методики изучения орудийной деятельности, в том числе задачи, требовавшие тушения огня (подробнее см. ниже). В результате И. П. Павлов вынужден был пересмотреть свои взгляды, поскольку пришел к выводу, что

...когда обезьяна строит вышку, чтобы достать плод, это условным рефлексом не назовешь. Это есть случай образования знания, улавливания нормальной связи вещей, зачатки того конкретного мышления, которым мы орудуем ([Павлов 1949: 17, заседание 13.11.1935]).

² П. К. Денисов был арестован в 1937 г. и вскоре расстрелян. Сохранилась его диссертация, на основе которой его жена, вернувшаяся после 17 лет лагерей, в 1958 г. опубликовала в Журнале высшей нервной деятельности (см. также Антропогенез.ру) статью с изложением основных результатов его экспериментов.

Такой переворот во взглядах И. П. Павлова мог бы радикально изменить направление работ отечественной физиологии высшей нервной деятельности и ускорить ее развитие. Однако многие сотрудники и ученики Павлова, непосредственно участвовавшие в этих экспериментах, не поняли и не приняли новых взглядов учителя. Характерно, например, следующее высказывание одного из его сотрудников, который писал, что «поведение человекообразной обезьяны определяется взаимодействием положительных и отрицательных условно-рефлекторных связей. <...> В решении новых задач обезьяна использует ранее выработанные навыки *вне зависимости от смыслового содержания ситуации*» ([Штодин 1947: 199]; курсив наш). (Подробнее см. [Фирсов, Чиженов 2004].) Как писал впоследствии ученик И. П. Павлова, один из видных советских нейрофизиологов Э. А. Асратян [1974]:

Мысль о том, что условный рефлекс — высшая и доминирующая форма деятельности мозга, оказалась задолбленной у его последователей достаточно крепко и было трудно быстро отказаться от нее и примириться с новой мыслью о существовании и более высоких форм церебральной деятельности.

После смерти И. П. Павлова вопрос о мышлении животных был забыт на долгие годы. Внимание к этому этапу деятельности И. П. Павлова первыми привлекли Л. В. Крушинский [1986] и Л. А. Фирсов [1987; 2007]. Высказанные им представления получили развитие и продолжение только в 1970-е гг. в работах Л. А. Фирсова, который сначала повторил павловские опыты, а затем обратился к собственным разносторонним исследованиям проблемы мышления животных с использованием орудийных задач (см. ниже).

Наконец, **в конце 1930-х гг.** немецкий зоопсихолог О. Келер внес важный вклад в сравнительную характеристику мышления позвоночных, выбрав в качестве объекта мало изученный в этом отношении класс птиц. Он сравнил способность к обобщению признака «число» у птиц разных видов и показал, что высшие представители этого класса (врановые и попугаи) способны не только к обобщению, но и к высоким степеням абстрагирования и образованию отвлеченных довербальных понятий (*thinking without words*). Одним из первых он связал появление языка человека с развитием способности к обобщению и абстрагированию у его предков. Он писал, что

...не появление языка привело к появлению способности к абстракции, а наоборот, язык формировался на базе развития способности

к образованию понятий. По мере того, как элементы довербального мышления, оказавшиеся полезными для вида, получали свои имена (символы), происходило становление языка человека [Koehler 1956: 80].

Следует отметить, что работы в лаборатории О. Келера проводились на высоком методическом уровне, опередившем свое время, с соблюдением многих условий, обеспечивающих чистоту эксперимента.

В 1940-е гг. в связи с началом Второй мировой войны наступил перерыв в экспериментальных исследованиях, но в конце десятилетия стали выходить отдельные монографии, важные для дальнейшей разработки проблемы мышления животных. К ним относится, например, книга Г. З. Рогинского «Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе)» [1948], а также работа Л. А. Орбели [1949], в которой он сформулировал представление о наличии промежуточных этапов в эволюции сигнальных систем позвоночных, переключающееся с приведенными выше высказываниями О. Келера.

В 1948 г. была опубликована также монография «Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе)», написанная Э. Г. Вацуру, где опыты «с тушением огня» трактовались в разрез с собственными представлениями И. П. Павлова. О роли и авторстве П. К. Денисова Вацуру не упоминает, ограничиваясь ссылкой на «предшественника». Впрочем, в тот период иначе и быть не могло, даже если бы у него было желание сослаться на работы репрессированного коллеги. Впоследствии Л. А. Фирсов [1987; 2007] проанализировал и восстановил историю этих исследований на основе архивных документов (подробнее ниже. См. также <http://antropogenez.ru/articles/Денисов П. К.>).

Перелом наступил **в 1950-е гг.**, когда возобновилось сравнительное изучение мышления и других высших когнитивных способностей животных. Начало им положили работы американских бихевиористов М. Е. Биттермана [Bitterman 1960] и Г. Харлоу [Harlow 1958], которые попытались перейти от анализа элементарных форм обучения — простых инструментальных условных реакций — к более сложным системам условных рефлексов. Благодаря этому было показано, что при выработке серии однотипных дифференцировочных условных рефлексов у животных формируется «установка на обучение» (learning-set-formation), т. е. может возникать общий алгоритм решения сходных задач. С современных позиций этот процесс можно рассматривать как одну из форм операции обобщения. Установлено, что скорость формирования «установки на обучение» коррелирует

с уровнем развития мозга. Она достигает максимальных значений у приматов, а также у врановых птиц [Kamil 1988]. Впоследствии эта методика неоднократно применялась для сравнительных исследований приматов и врановых разных таксонов и с разной экологией (см. [Bond et al. 2007; Rumbaugh 2000]).

Именно в этот период в нашей стране появляются первые работы Л. В. Крушинского ([1958а; 1959б] цит. по [Крушинский 1986]), посвященные изучению элементарной рассудочной деятельности (мышления) животных. Следует напомнить, что обстановка в стране вообще и в науках о поведении в частности совершенно не располагала к подобным изысканиям. После так называемой «сессии двух академий» (1950 г.), направленной на разгром школы академика Л. А. Орбели, в физиологии господствовала и официально поддерживалась канонизированная версия учения об условных рефлексах, любое отклонение от которой активно преследовалось³.

Л. В. Крушинский определял рассудочную деятельность как «способность улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и возможность оперировать этими законами при построении программы поведения в новых ситуациях» [Крушинский 1986: 27]. Для исследования рассудочной деятельности он разработал несколько элементарных логических задач, решение которых требовало оперирования простыми эмпирическими закономерностями — представлениями о неисчезаемости предмета, скрывшегося из поля зрения, о закономерностях движения, о свойстве вмещаемости и перемещаемости объемных предметов (сходные стадии в развитии сенсомоторного интеллекта выделял Пиаже). Эти задачи «не имели готового решения» (согласно определению А. Р. Лурия [1974]), а их структура отвечала принципу, сформулированному В. Келером [1930: 226], который «ставил животных перед вполне актуальной данной ситуацией, в которой также и решение могло быть тотчас же актуально выполнено». Т. е. их структура была такова, что позволяла решать их при первом же предъявлении, не прибегая к слепым пробам и ошибкам.

В своих ранних работах Крушинский применил задачу на экстраполяцию направления движения раздражителя, исчезающего из поля зрения. Этот универсальный тест позволил показать, что простейшие

³ Так, например, Н. Н. Ладыгиной-Котс пришлось в течение почти 10 лет бороться за публикацию монографии «Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян» (1959). В этот период замалчивались и новаторские работы самого И. П. Павлова, который в последние годы жизни обратился к изучению мышления животных, но упомянутые выше его новые взгляды во внимание не принимались.

акты мышления доступны не только приматам, и позволил начать сравнительное изучение его физиолого-генетических механизмов.

Возвращаясь к **концу 1950-х гг.**, нужно упомянуть, что в этот период были опубликованы также две новые работы Н. Н. Ладыгиной-Котс, которые обобщили большую серию ее экспериментов на приматах и стали важным событием в формировании представлений о мышлении животных. В книге «Развитие психики в процессе эволюции» [1958] она подробно сравнивает мышление высших и низших обезьян, а в монографии «Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян» [1959] анализирует ментальные процессы, благодаря которым шимпанзе Парис не только добывал приманку из трубки при помощи готовых орудий, но приспосабливал для этой цели практически любую из 640 самых разнообразных заготовок. Сопоставляя свои данные с результатами опытов В. Келера [1930] и И. П. Павлова [1949], Ладыгина-Котс приходит к выводу, что поведение антропоидов в таких тестах, несомненно, отражает наличие у них развитого мышления. При этом Надежда Николаевна подчеркивает специфику мышления животных и его ограниченность по сравнению с мышлением человека.

В этот же период появляется важнейшая работа А. Н. Леонтьева «Развитие психики в эволюции» [Леонтьев 1959], в которой он сформулировал принципы разделения этого процесса на стадии. Особое значение в контексте нашей статьи имеют предложенные им критерии высшей стадии эволюции психики животных — стадии интеллекта, которой, по его представлениям, достигают только человекообразные обезьяны. На этой стадии, по мнению А. Н. Леонтьева, «...отражение происходит в процессе деятельности, которая по своей структуре является двухфазной», т. е. предполагает действия в соответствии с некоторым планом и потому включает достижение промежуточной цели.

Можно отметить, что благодаря многочисленным экспериментальным данным, накопленным за прошедшие с тех пор 60 лет, появилась возможность внести в эти представления некоторые уточнения и изменения и даже выделить дополнительную стадию — «переходную к сознанию» ([Филиппова 2011], см. ниже).

В 1960-е гг. все указанные направления получают дальнейшее развитие. В частности, благодаря многочисленным исследованиям формирования «установки на обучение» (learning-set-formation) у представителей разных видов появляется одна из первых широких сравнительных характеристик когнитивных способностей животных, выявлявшая их зависимость от уровня структурно-функциональной организации мозга [Nodos, Campbel 1969]. Наиболее высокие пока-

затели характерны для антропоидов, за которыми следуют остальные приматы, а затем хищные. Низкоорганизованные млекопитающие (грызуны) и птицы (голуби) установку на обучение практически не формируют. Особенно важно отметить, что наряду с количественными различиями в скорости формирования установки при помощи дополнительных методик были выявлены и качественные отличия в стратегии ее формирования, которая оказалась гораздо более примитивной у хищных млекопитающих, чем у приматов и врановых птиц [Kamil 1988]. Такие же отличия хищных от указанных видов приматов и птиц были впоследствии обнаружены и в способности к решению некоторых других когнитивных тестов.

К этому же времени — началу 1960-х гг. — относится новый этап в развитии этологии — начало долгосрочных (иногда на протяжении десятилетий) наблюдений за поведением в естественной среде обитания индивидуально узнаваемых членов популяции. Самыми первыми были наблюдения Дж. Гудолл за поведением шимпанзе [Гудолл 1992; Goodall 1965], а также Дж. Шаллера [1968] и Д. Фосси [1990] за поведением горилл. Эти и многие последующие работы доказывали роль мышления в обеспечении адаптации животных к новым ситуациям в природной среде обитания. В них впервые была описана сложная структура социальных отношений в сообществах приматов, а затем и других высших животных. В качестве примера ставшей классической работы этого плана можно привести монографию Дж. Гудолл [1992] «Шимпанзе в природе: поведение», в которой она обобщила свои регулярные наблюдения 1960—1980-х гг. Она пишет, в частности, что «для человекообразных обезьян характерно рассудочное поведение, включающее умение планировать, предвидеть, способность выделять промежуточные цели и искать пути их достижения, *вычленять существенные моменты данной проблемы*» ([Гудолл 1992: 47]; курсив наш. — З. З., С. А.). Другие доказательства того, что в естественном поведении шимпанзе есть элементы, удовлетворяющие этому критерию, приводит Л. А. Фирсов [1977; 2010] на основе наблюдений за ними в неволе и в приближенных к естественным условиям.

Как уже упоминалось выше, на этой основе возникла когнитивная этология — междисциплинарная область, включающая работы этологов, психологов и зоологов, посвященные исследованию психической жизни животных в природе. Эта наука занимается изучением интеллекта животных как способности к осуществлению процесса познания и к решению задач, возникающих, в частности, при овладении новым кругом жизненных ситуаций ([Bekoff, Allen 1997]; см. также [Резникова 2005]).

В 1970-е гг. происходят принципиальные сдвиги во всех областях изучения мышления и других высших когнитивных функций.

К середине 1970-х гг. в лаборатории Л. В. Крушинского было протестировано более 20 видов 5 классов позвоночных. Тем самым был заложен фундамент широкой сравнительной характеристики когнитивных способностей позвоночных, которая продолжает дополняться и углубляться вплоть до настоящего времени. Следует подчеркнуть, что задачу на экстраполяцию предъявляли десяткам представителей каждого изученного вида, так что способность к ее решению оценивалась по результатам первого и единственного предъявления, когда обучение еще никак не могло повлиять на поведение. Результаты опытов неизменно подвергались статистической обработке, которая в тот период только-только проникала в практику физиологических экспериментов. В процессе этих работ постепенно оттачивались требования к постановке экспериментов, которые позволяли выявлять именно признаки мышления и надежно отличать их от актов другой природы (см. [Зорина, Полетаева 2010: 113—116]).

Сравнительное описание феноменологии сопровождалось попытками анализа структурно-функциональных основ рассудочной деятельности животных. Для этого были использованы оба имевшихся в тот период экспериментальных аналитических подхода к выявлению вклада активности различных мозговых структур в организацию поведения — метод экстирпаций [Адрианов и др. 1987; Очинская, Рубцова 1976; Зиновьева, Зорина 1976] и метод фармакологического анализа [Флэсс 1974]. С помощью этих методов были описаны некоторые особенности механизма рассудочной деятельности у животных разных таксономических групп и их отличие от механизмов обучения.

Задачу на экстраполяцию предлагали грызунам разных генотипов для изучения генетических основ этих способностей. Эти исследования стали частью молодой в тот период генетики поведения, в развитие которой Л. В. Крушинский внес существенный вклад (см. Предисловие и статьи Полетаевой и Романовой, а также Перепелкиной и др. в этой книге).

В 1970-е гг. Л. В. Крушинский разработал также принцип другой (более сложной) элементарной логической задачи, которую называют тестом на оперирование эмпирической размерностью фигур. Эта задача позволяла оценивать способность животного оперировать представлением об исчезнувшей приманке и на этой основе понимать, что объемная приманка может быть помещена только в объемную, но не в плоскую фигуру.

С этой задачей при первом же предъявлении справлялись лишь наиболее высокоорганизованные животные — макаки-резусы, дельфины и врановые птицы, тогда как хищным млекопитающим она оказалась недоступной [Дашевский 1972; Крушинский и др. 1979]. На этом основании Леонид Викторович высказал предположение, что эволюция мышления шла в направлении увеличения числа эмпирических законов, которыми может оперировать животное. Это, в свою очередь, побуждало применять в сравнительных исследованиях не один какой-либо тест, а как можно более разносторонний их комплекс, что позволяло бы характеризовать полный спектр когнитивных возможностей животного. Такой **комплексный подход** совпадал с общими тенденциями в развитии методологии когнитивных исследований и реализуется в работах лаборатории Л. В. Крушинского до настоящего времени (подробнее см. ниже).

Полученные в лаборатории к середине 1970-х гг. результаты сравнительных исследований Леонид Викторович обобщил в монографии «Биологические основы рассудочной деятельности» [1977]. Примечательно, что он посвятил ее сотрудникам лаборатории, отдав дань уважения их огромному труду, вложенному ими в изучение мышления животных. Книга вызвала большой интерес и была дважды переиздана (1986, 2009), а в 1990 г. переведена на английский язык [Krushinsky 1990].

В отечественной науке 1970-е гг. (и следующие за ними) были отмечены также работами Л. А. Фирсова [1972; 1977; 1987], который был выдающимся исследователем самых разных аспектов поведения приматов и внес фундаментальный вклад в изучение их когнитивных способностей. Как ученик Л. А. Орбели и Л. Г. Воронина, он начал с изучения условно-рефлекторной деятельности приматов, но очень быстро убедился в наличии у них более сложных когнитивных процессов и впоследствии развивал и экспериментально подтвердил представления И. П. Павлова [1949] и Л. А. Орбели [1949] о наличии у приматов и более высоких уровней ВНД [Фирсов 2007; Фирсов, Чижиков 2003; 2004].

Благодаря разнообразным сравнительным исследованиям орудийной деятельности Л. А. Фирсов подтвердил наличие у шимпанзе выявленных В. Келером операций и продемонстрировал их способность к планированию действий и прогнозированию их результата. Многообразие примененных его обезьянами способов «тушения огня» при повторении опытов, проведенных еще при участии И. П. Павлова, позволило ему вслед за самим И. П. Павловым отнести поведение шимпанзе к той категории, которую «условным рефлексом не назовешь» и которую Павлов считал

«конкретным мышлением». Вероятно учитывая взгляды, господствовавшие в физиологии ВНД того времени (в особенности в Институте физиологии АН СССР, где он работал), сам Леонид Александрович не прибегал к такой терминологии. Он говорил о «пластичных формах поведения», но позднее указывал, что это синоним термина Л. В. Крушинского «рассудочная деятельность» [Фирсов 2007: 411].

Л. А. Фирсов не только воспроизвел и повторил опыты классиков, но также разработал собственные оригинальные варианты «орудийных» задач. Анализируя орудийные действия шимпанзе в условиях эксперимента, а также при спонтанном их проявлении, он пришел к тем же, что и Павлов, взглядам на их природу [Фирсов, Чиженков 2003; 2004]. Он писал, что

...надо быть слишком предубежденным к психическим возможностям антропоидов, чтобы во всем описанном увидеть только простое совпадение. Общим для поведения обезьян в этом и подобных случаях является отсутствие «поведенческой дилеммы» с ее дихотомией и простым перебором вариантов. Эти акты точно развертывающейся поведенческой цепи, вероятно, отражают *реализацию уже принятого решения*, которое может осуществляться на основе как текущей деятельности, так и имеющегося у обезьян жизненного опыта. Все подобные факты приводят к заключению, что в основе употребления орудий у обезьян лежит способность к активному оперированию следовыми образами и к *планированию действий* ([Фирсов 1987: 660]; курсив наш).

Разбирая, в частности, эксперименты с «тушением огня на плотах», он убедительно показал, что дело здесь не ограничивается условно-рефлекторными механизмами, но отражает и роль обобщения как способности «включать в сферу своих действий не конкретный предмет, содержащий воду [кружка в классических опытах], а воду вообще» [Фирсов, Чиженков 2004: 62].

Более поздние исследования орудийной деятельности с помощью разнообразных методик подтвердили способность антропоидов к планированию своих действий и предвидению их результата, а также к совершению серии «подготовительных операций», которые предшествуют достижению цели [Фирсов 1987; Новоселова 2001; Visalberghi et al. 1995].

Данные Л. А. Фирсова о структуре орудийной деятельности антропоидов находили подтверждение не только в экспериментах, но и в наблюдениях этологов за природными популяциями (см., напри-

мер, [Гудолл 1992; McGrew 2003; de Waal 2001]). Сам Леонид Александрович также не ограничивался лабораторными экспериментами и пытался оценить, как проявляются описанные им когнитивные способности не в лабораторных, а в естественных условиях. В течение многих полевых сезонов (1972—1986) он выпускал группу шимпанзе на озерные острова в Псковской области. Наряду с изучением многих аспектов физиологии и поведения этих животных он проверял их способность к решению орудийных задач и тестов на обобщение, ранее применявшихся в формализованных лабораторных экспериментах [Фирсов 1977; 2007; 2009].

В 1986 году по доносу одного из аспирантов он был уволен из Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР и лишен возможности работать с антропоидами. Однако Леонид Александрович продолжил программу «Обезьяний остров» с макаками и капуцинами Ленинградского зоопарка. В период с 1994 по 2004 г. он каждый год на месяц выпускал их на остров в ЦПКиО им. Кирова в самом Ленинграде.

Можно упомянуть, что М. А. Ванчатова (сотрудник Карлова Университета в Праге) — ученица Л. А. Фирсова — ведет активные исследования поведения приматов, будучи преемницей отечественной школы. Она, в частности, описала многочисленные уникальные эпизоды орудийной деятельности горилл в Пражском зоопарке, которые свидетельствуют об их способности изобретать совершенно новые способы использования подручных предметов для достижения удаленной приманки или для других целей [Vancatova 2008a; 2009]. Вслед за Леонидом Александровичем она изучает также графическую деятельность обезьян [Vancatova 2008b].

К числу сделанных Фирсовым открытий относятся также экспериментально обоснованные положения о третьем (подражательном) механизме поведения, о первичных и вторичных процессах научения, которые позволили ему сформулировать «мнестическую гипотезу» поведения. Особый интерес представляет также сравнительная характеристика способности к обобщению и абстрагированию у млекопитающих разных отрядов. В ходе этих исследований он идентифицировал высший уровень обобщения — довербальные понятия, — характерный для приматов и не обнаруженный у хищных млекопитающих [Фирсов 1987; Фирсов, Чиженков 2003; 2004]. Тем самым была экспериментально подтверждена гипотеза Л. А. Орбели [1949] о наличии переходного этапа в эволюции сигнальных систем, когда информация хранится в абстрактной форме, хотя и не связана со знаками. Фирсов считал, что свойственный современным антропоидам уровень обобщения может обеспе-

чивать работу аналога сигнальной системы переходного типа. Он писал, что «отсутствие внешне выраженной экспрессивной речи у современных обезьян совершенно не свидетельствует об отсутствии у них элементарных довербальных форм мышления» [Фирсов, Чиженков 2004: 118]. Это его предположение полностью подтвердилось в экспериментах американских психологов, которые как раз в те же годы начинали свои исследования «языковых» способностей антропоидов (см. ниже).

Таким образом, для исследований Фирсова характерен **широкий сравнительный подход** (млекопитающие разных отрядов), а также **комплексное исследование** их способностей, которое включало оценку разных сторон мышления (тесты и на способность действовать в новой ситуации, и на характеристики операции обобщения).

Можно упомянуть, что Л. В. Крушинский и Л. А. Фирсов поддерживали контакты, интересовались работами друг друга, но совместных исследований не проводили.

Начало 1970-х гг. было ознаменовано также появлением «языковых проектов» американских психологов, основу для которых создавали полученные к тому времени данные о высокоразвитом мышлении антропоидов. Эти данные свидетельствовали в пользу гипотезы о наличии биологических истоков речи человека и создавали основу для попыток ее экспериментальной проверки.

Как известно, в основе человеческой речи лежит способность к символизации. Этим термином обозначают процесс установления тождества между предметами, действиями, явлениями или понятиями и исходно индифферентными для субъекта знаками. В результате у субъекта появляется возможность оперировать этими знаками вместо реальных предметов, действий, явлений или понятий (вторая сигнальная система по И. П. Павлову). Исследование процесса символизации у животных осуществляли с помощью двух экспериментальных подходов. Первый представлял собой попытки обучения высших обезьян простым аналогам языка человека в ситуации, аналогичной освоению речи ребенком. Вторым подходом было использование стандартных лабораторных методик (см. статью Смирновой, Зориной в этой книге).

Первый подход использовали (почти одновременно, но независимо друг от друга) несколько групп американских исследователей (А., В. Gardner, D. Premack, D. Rumbaugh, F. Patterson, L. Miles). Они обучали антропоидов четырех видов простым незвуковым аналогам языка человека — амслену (язык жестов) и йеркишу (абстрактные значки на клавиатуре компьютера). Несмотря на то, что эти опыты проводились в разных городах и на разных видах человекообразных

обезьян, которых обучали разным языкам и по разным методикам, полученные результаты совпадали и подтверждали друг друга.

В результате этих экспериментов было установлено, что человекообразные обезьяны способны понимать и продуцировать «слова» (жесты, лексиграммы и др.) языков-посредников и затем использовать их в разнообразных ситуациях, в том числе совершенно новых, а также применять их в переносном смысле. Показано, что в основе таких «слов» лежит обобщенное представление о классах соответствующих объектов и действий, что соответствует важнейшему свойству человеческого языка (по [Выготский 1996: 299]) — «обобщение и значение слова суть синонимы». Обезьяны оказались способны к преднамеренной передаче информации (спонтанные высказывания в нештатных ситуациях; поддержание диалогов друг с другом и с человеком, преднамеренный обман). В отличие от естественной коммуникации антропоидов, «языковое» поведение обученных животных обладает свойством «перемещаемости», которое отличает язык человека от коммуникативных систем животных. У «говорящих» антропоидов оно проявляется в «высказываниях» об отсутствующих объектах, а также (в очень ограниченной степени) о событиях прошлого и ближайшего будущего. И, наконец, показано, что они понимают синтаксическую структуру речи (влияние порядка слов на смысл высказывания): могут выдерживать правильный порядок слов даже в наиболее длинных спонтанных высказываниях и четко реагируют, когда собеседник меняет местами подлежащее и дополнение. Все эти свойства «языка», усвоенного антропоидами, совершенно не свойственны естественным коммуникативным системам животных, включая антропоидов ([Паттерсон и др. 2000; Рамбо, Биран 2000; Fouts, Waters 2001; Gardner, Gardner 1969; 1998; Savage-Rumbaugh, Lewin 1994], см. также [Зорина 2008а; 2011; Зорина, Смирнова 2006]).

Результаты «языковых» проектов получили противоречивые оценки вплоть до резкого отрицания и обвинений в мистификациях и подлогах. Однако для Л. В. Крушинского они явились весомым подтверждением гипотезы о наличии биологических корней у всех, даже самых сложных форм психики человека, и он постоянно ссылаясь на эти исследования.

В те же 1970-е гг. параллельно с «языковыми проектами» появляются попытки экспериментального анализа проблемы сознания у высших животных. Г. Гэллап [Gallup 1970; 1994] предложил для этого простую и достаточно универсальную методику — «маркировочный тест», который показал, что человекообразные обезьяны узнают себя в зеркале, тогда как ни низшие приматы, ни другие позвоночные к

этому неспособны: они воспринимают свое отражение в зеркале как соперника или как полового партнера. В тот же период известный американский психолог Д. Примэк в ставшей классической статье «Does the chimpanzee have a theory of mind» [Premack, Woodruff 1978] поднял вопрос о том, есть ли у животных способность мысленно ставить себя на место сородича, представлять себе его мысленное состояние, делать предположения о его намерениях. Позднее в русской литературе эта сторона психики («theory of mind») была названа способностью к построению «модели психического», и ее становление глубоко исследуется у детей на всех этапах онтогенеза [Сергиенко 2005; 2006]. Для работы с животными был разработан ряд тестов, с помощью которых выяснили [Povinelly et al. 1993; Tomasello, Call 1997], что и эта способность имеется только у человекообразных обезьян и отсутствует у низших, не говоря о других позвоночных. Тем самым было показано, что у высших приматов имеются зачатки «Я-концепции».

Вопрос о наличии у животных зачатков сознания глубоко занимал Леонида Викторовича. Он часто обсуждал эту тему с коллегами и отразил свои предположения в гипотезе о физиолого-генетических основах рассудка (см. статью Полетаевой в этой книге). Он обращался к этой проблеме и при анализе своих наблюдений за животными в природе. Анализируя поведение медведя, с которым он внезапно столкнулся в валдайском лесу, он приходит к выводу, что

...медведь мог приписать мне свою собственную тактику нападения на человека, ведь внезапное нападение сзади всегда имеет свои преимущества. Однако для этого надо, чтобы медведь в какой-то степени «омедвежил» человека, для чего, в свою очередь, необходима определенная степень обобщения своих действий и перенесение их на человека. Медведь должен был наделять меня теми понятиями, которые имеются у него и которыми он оперирует в своей повседневной жизни.

Это представление о способности зверя мысленно поставить себя на место «другого» аналогично «theory of mind» Д. Примэка [Premack, Woodruff 1978], но Леонид Викторович высказал его еще в 1968 г., задолго до появления знаменитой статьи.

В 1980-е гг. происходят принципиальные сдвиги во всех областях изучения мышления и других высших когнитивных функций [Animal mind... 1982; Roitblat et al. (eds) 1984]. С помощью разнообразных вариантов методик, основанных на выработке дифференцировок и на обучении выбору по образцу, появляются все более многочислен-

ные данные о том, что животные способны к обобщению различных признаков и формированию довербальных понятий ([Фирсов 1987]; см. обзоры: [Lazareva, Wasserman 2008; Wasserman, Zentall (eds) 2006; Zentall et al. 2008]): от конкретных, объединяющих перцептивно сходные между собой объекты («дерево», «стул», «автомобиль»), до абстрактных, объединяющих объекты только по относительным признакам — «выше», «ниже»; «больше», «меньше»; «сходство» и «различие» [Фирсов 1987; Фирсов, Чиженов 2003; 2004]. Как уже упоминалось выше, оказалось, что операция обобщения может происходить как на допонятийном уровне (ограничиваясь стимулами одной категории), так и на протопонятийном (довербальные понятия), когда обобщение распространяется на стимулы разных категорий. Способность к этому высшему уровню обобщения была описана у приматов, а позже обнаружена и у высших птиц — попугаев [Pepperberg 1987; 1999; 2007], а также у врановых [Зорина, Смирнова 1992; Wilson et al. 1985a; 1985b], у дельфинов [Forestell, Herman 1988] и некоторых других млекопитающих [Chausseil 1991].

Наряду с приведенными данными были получены свидетельства того, что зачатки мышления у животных проявляются не только в способности к экстренному решению новых задач (без предшествующих проб и ошибок) и к разным степеням обобщения и абстрагирования, но и к совершению других ментальных операций. Американский психолог Д. Примэк, ранее обучавший шимпанзе созданному им особому варианту языка-посредника (см. [Premack, Premack 2003]), пришел к выводу о необходимости комплексного изучения когнитивных способностей антропоидов как основы для освоения языка. В его программу входило изучение роли представлений (образных и абстрактных) в психике животных; поиски зачатков сознания, а также анализ операций логического вывода (*inferential reasoning*). В рамках выполнения этой программы Примэк [Gillan 1981; Gillan et al. 1981] разработал методики, позволившие показать, что шимпанзе обладают способностью к транзитивному заключению, а также к умозаключению по аналогии, которое возможно как в отношении функций различных пар предметов, так и в отношении структуры абстрактных геометрических стимулов. Позднее эти стороны когнитивных способностей были описаны и у других позвоночных (подробнее см. Смирнова, Зорина в этой книге).

В начале 1980-х гг. Л. В. Крушинский (1911—1984) начал готовить 2-е издание своей монографии «Биологические основы рассудочной деятельности» [1986]. В эту редакцию монографии он включил новые результаты сравнительного изучения элементарного мышления по-

звоночных пяти классов. Закончить эту работу он не успел, и подготовку к печати завершила А. Ф. Семиохина уже после его смерти. В связи с выходом этой книги в 1988 Леонид Викторович был посмертно удостоен Ленинской премии. В 1991 г. книгу перевели на английский язык [Krushinsky 1991], а в 2009 г. вышло ее 3-е издание.

В 1990-е гг. получают дальнейшее развитие все направления работ, начатых в 1970-е гг., появляется ряд монографий, в которых обобщались исследования высших когнитивных способностей животных ([Boysen, Capaldi (eds) 1993; Byrne 1998; Fouts, Mills 1997/2002; Savage-Rumbaugh et al. 1993; Savage-Rumbaugh, Lewin 1994; Tomasello, Call 1997] и др.).

Особое внимание исследователей по-прежнему привлекают способности высших животных к символизации. Продолжаются все проекты, направленные на изучение способности антропоидов усваивать незвуковые аналоги языка человека. Из них наибольший интерес вызывают работы С. Сэвидж-Рамбо [Savage-Rumbaugh et al. 1993] на бонобо Канзи, который спонтанно начал самостоятельно пользоваться знаками языка-посредника «йеркиш» и понимать звучащую человеческую речь. Когда Канзи достиг возраста 2,5 лет, люди обнаружили, что он знает несколько лексиграммов языка йеркиш, которые смог выучить, присутствуя при обучении его матери Мататы. Наряду с этим он проявил также спонтанное понимание звучащей речи человека: в 1,5 г. — отдельные слова, а в 2,5 — целые фразы. Предполагается, что, как и дети, он достиг этого за счет культурной преемственности — благодаря обучению путем наблюдения и подражания («observational learning») в условиях постоянного присутствия при разговорах сотрудников лаборатории. В дальнейшем его учили параллельно и йеркишу и звучащим словам. Специальное длительное тестирование с выполнением контрольных устных заданий показало, что Канзи понимает значение порядка слов в воспринимаемых на слух предложениях, и в целом его языковые способности сходны с характерными для ребенка 2—2,5 лет.

Японский исследователь Т. Матцусавы [Matsuzawa 2002] подтвердил роль культурной преемственности в формировании «языкового поведения» антропоидов. Начиная с 1970-х гг. он исследовал способность к символизации у шимпанзе Аи, и его результаты во многом совпадали с полученными американскими психологами. Когда у Аи появился детеныш, выяснилось, что за счет наблюдения за поведением матери тот на протяжении трех лет полностью перенял все ее достижения (включая использование символов), на освоение которых у нее уходили годы.

Следует отметить, что, несмотря на многие признаки сходства «языкового поведения» антропоидов с языком двухлетнего ребенка, степень этого сходства не следует преувеличивать — даже у лучших из обученных обезьян отсутствует хотя бы намек на «языковый взрыв» и совершенствование «языкового» поведения с возрастом. Даже через 20—30 лет «говорящие» обезьяны остаются на том же уровне, что и в первые годы жизни, так что это, по-видимому, предел их языковых способностей. Исследования продолжаются и в 2000—2010-е гг. (подробнее [Зорина 2008в; 2011]).

Потенциальная способность антропоидов к освоению простейших аналогов человеческого языка не кажется удивительной, если вспомнить, что по строению мозга они ближе к человеку, чем к остальным приматам, включая наличие у них гомологов корковых речевых зон [Шевченко 1971; Deacon 1989; Gannon et al. 1998]. Такая же близость проявляется и в наличии у антропоидов ряда высших когнитивных функций, отсутствующих у остальных приматов, но доступных детям до 3 лет. Это способность к самоузнаванию, к построению «модели психического» («theory of mind»), к употреблению и изготовлению орудий. Нельзя не упомянуть также о способности антропоидов рисовать и «надписывать» свои рисунки, которые по своему характеру вполне напоминают рисунки детей до 3 лет [Фирсов 2007; Vancatova 2008a; 2009].

Другой подход к изучению предпосылок речи человека — исследование способности к символизации с помощью традиционных лабораторных тестов, в которых использовали более узкий набор понятий и знаков. В ряде работ было показано, что животные некоторых видов способны к обобщению признака «число» [Rumbaugh 1990]. Опираясь на эти данные, исследователи оценивали способность шимпанзе связывать понятие о числе с символами-цифрами в пределах 8. Оказалось, что шимпанзе это доступно, и более того, они могут совершать с цифрами операцию, изоморфную сложению, а также могут упорядочивать цифры в порядке возрастания [Biro, Matsuzawa 2001; Boysen, Capaldi (eds) 1993; Boysen et al. 1996; Boysen, Hallberg 2000; Matsuzawa 2003; Rumbaugh, Washburn 1993; Tomonaga, Matsuzawa 2002]. Подобная способность к усвоению символов для маркировки понятия «число» была описана также и у попугая [Pepperberg 1999]. В наших опытах другие высокоорганизованные животные — врановые птицы — также продемонстрировали способность к символизации. Они устанавливали тождество между множеством и цифрой, причем, согласно разработанной нами методике, они делали это не за счет выработки соответствующих ассоциаций, а путем транзитивно-

го заключения. Операция сложения в пределах 8 также оказалась им доступна ([Смирнова 2011; Смирнова и др. 2002]. См. также статью Смирновой, Зориной в этой книге).

В 2000-е гг. изучение поведения и психики животных становится важной составляющей новой комплексной отрасли знаний — когнитивной науки, которая объединила всех специалистов: и гуманитариев, и естественников, занимающихся изучением процесса познания, его механизмов, эволюции и т. п. [Черниговская 2006].

Этот период ознаменован расширением круга объектов сравнительного изучения когнитивных способностей, появлением новых экспериментальных методик, а также тенденцией применять их в комплексе. Это способствует выявлению спектра когнитивных способностей вида и анализу механизмов, лежащих в основе решения задач. Благодаря реализации этих методологических тенденций, постепенно появлявшихся в предшествующие годы, достигнут прогресс в изучении ряда традиционных вопросов. Упомянем наиболее важные из них.

Расширение круга изученных видов показало, например, что способностью к самоузнаванию обладают не только антропоиды, но и другие высшие позвоночные — дельфины [Reiss, Marino 2001], слоны [Plotnic et al. 2006] и врановые [Clayton, Emery 2009; Dally et al. 2005; 2006; Emery et al. 2004; Prior et al. 2008]. Это позволяет считать, что формирование этих ментальных процессов происходит независимо в филогенезе разных таксонов позвоночных. Предпринимаются также попытки исследовать более глубокие корни этих процессов, найти их проявления, которые могли предшествовать появлению самоузнавания и других сложных форм «модели психического» у представителей других таксономических групп. С этой целью проводятся исследования самоотражения у животных разного уровня филогенетического развития. Показано, что животные, не узнающие себя в зеркале во время маркировочного теста, — кошки и собаки — тем не менее используют информацию об опасности, полученную с помощью зеркала [Хватов 2009; 2010]. Наличие этих способностей у животных позволило Г. Г. Филипповой [2011] предположить, что в процессе эволюции психики животных имеется стадия, которую она охарактеризовала как «переходную к сознанию».

Изучение операции транзитивного заключения у животных разных видов показало, что внешне сходное решение может иметь совершенно разные механизмы. Например, у шимпанзе [Gillan 1981] и у врановых птиц оно связано с мысленным упорядочиванием полученной информации — мысленным выстраиванием транзитивно-

го ряда [Зорина, Смирнова 2006; Лазарева и др. 2000; Lazareva et al. 2004], тогда как у голубей в его основе лежат другие — не когнитивные, а чисто ассоциативные механизмы [Lazareva, Wasserman 2008]. Такое же различие в механизмах выявления аналогий было обнаружено в 2000-е гг. между антропоидами [Oden et al. 2001; Vonk 2003] и врановыми [Zorina, Smirnova 2005], с одной стороны, и, с другой стороны, павианами [Wasserman et al. 2001], которым требуются тысячи сочетаний для усвоения этой операции.

В начале 2000-х гг. произошло важное событие, повлиявшее на исследования когнитивных способностей птиц. В этот период в результате работы, подытоженной в «The Avian Brain Nomenclature Consortium», были пересмотрены господствовавшие ранее представления о примитивности структуры их мозга. Было показано, что, несмотря на внешние различия между мозгом птиц и млекопитающих, в нем имеются гомологи всех структур, начиная с новой коры [Reiner et al. 2005]. В результате конструктивного обсуждения на Avian Brain Nomenclature Forum (Duke University, USA, 2002), в 2004 г. на Avian Brain Meeting в Вене была утверждена новая номенклатура мозга птиц (подробнее см. статью Зориной, Обозовой в этой книге).

Это событие совпало с активизацией сравнительного изучения когнитивных способностей птиц в разных направлениях (см. [Зорина, Обозова 2011; Смирнова 2011; Bluff et al. 2007; 2010; Emery 2006; Emery, Clayton 2005; Schuck-Paim et al. 2009]). Одно из интенсивно развивающихся направлений — изучение орудийной деятельности птиц [Bird, Emery 2009; Huber, Gyula 2006; Kenward et al. 2006; Weir et al. 2002; Weir, Kacelnik 2006]. Благодаря этому подтвердились ранее отмечавшиеся факты спонтанного употребления (и даже изготовления) птицами орудий.

В связи с этим особый интерес представляют новокаледонские вороны (*Corvus moneduloides*), которые в природе регулярно используют для добывания корма орудия разных видов, включая веточки в форме крючка [Hunt 1996]. Оказалось, что в условиях неволи они могут самостоятельно изготовить крючок, необходимый для добывания приманки из узкой трубки. Для этого они заклинивали в щель и изгибали прямую проволоку или же видоизменяли изогнутые заготовки неподходящей формы и размера [Kenward et al. 2006; Weir et al. 2002]. Более того, было установлено, что птицы этого вида могут последовательно использовать несколько орудий — палочек разного размера — для того, чтобы достать из-за преграды наиболее подходящую, а с ее помощью — приманку, и делают это при первом же предъявлении такой задачи [Taylor et al. 2009; Wimpenny et al. 2009]. Подобное

поведение описано также и у попугаев кеа [Зорина, Обозова 2011; Huber, Gyula 2006]. Все это свидетельствует о способности мысленно представлять свойства орудия, необходимого для решения каждого типа использованных задач, которая ранее была описана как отличительная черта орудийной деятельности антропоидов (см. [Фирсов, Чижиков 2003; 2004]), а также отвечает критерию стадии интеллекта — высшей стадии эволюции психики животных [Леонтьев 1981].

Поскольку у новокаледонской вороны, по-видимому, имеется генетическая предрасположенность, которая может способствовать употреблению орудий и в совершенно новых условиях, были предприняты попытки предъявлять сходные задачи врановым других видов, которые имеют столь же высокий уровень развития мозга, но не имеют видовой «орудийной» специализации. Показано, что грачи [Bird, Emery 2009; Seed et al. 2006; Tebbich et al. 2007], вороны [Багоцкая и др. 2010а; 2010б] и вóроны [Heinrich 2000] успешно решают «орудийные» задачи разной сложности.

В настоящее время (2010—2013 гг.) в нашей лаборатории физиологии и генетики поведения проводится сравнительное исследование когнитивных способностей птиц с разным уровнем развития мозга — «высшим» (вороны и попугаи), «средним» (клесты и синицы-лазоревки) и «низшим» (чайки и голуби)⁴. Комплекс тестов включает оценку способности к протоорудийной деятельности (подтягивание приманки за нить [Багоцкая и др. 2010а; 2010б; 2013; Обозова и др. 2013], к решению задачи на экстраполяцию и к обобщению относительных признаков «больше, чем», «сходство», «аналогия» и т. д.; [Зорина, Обозова 2011; Обозова и др. 2009; 2010; 2011; Смирнова 2011; Obozova et al. 2010b; 2012]). Получены также данные о том, что, как уже упоминалось ранее, врановые и попугаи по уровню опера-

⁴ Практически единственным пока показателем развития мозга, рассчитанным для всего класса птиц (829 представителей 219 видов, относящихся к 23 отрядам), остается полушарный индекс, предложенный Портманом в 1946 г. Он означает отношение веса больших полушарий к весу ствола мозга птицы из отряда курообразных, которая имеет такой же вес тела, как и исследуемая. Тем самым исключается (или минимизируется) влияние различий в весе тела, хотя вопрос о возможном роли этого фактора еще требует дополнительной проверки.

Подсчет этого индекса показал, что минимальные значения характерны для самых древних видов (в том числе кур и голубей — 3—4, обозначим это как «низший» уровень развития), а максимальные — для видов, возникших позднее в процессе эволюции (попугаи — до 28; врановые — до 18; совы — до 17: «высший» уровень). Таким образом, этот показатель у древних видов в 5—6 раз ниже показателей птиц, относящихся к филогенетически более молодым группам. Остальные виды имеют промежуточные значения этого индекса. Предполагалось, что этот индекс может отражать прогрессивные изменения в структуре мозга, которые происходили у птиц в процессе эволюции (подробнее см. статью Зориной, Обозовой в этой книге).

ции обобщения в самых сложных ее формах (аналогии, символизация) сходны с человекообразными обезьянами [Смирнова, Обозова 2012]. Отметим, что опыты на чайках проводились непосредственно в природной колонии на острове Топорков (ГПБЗ Командорский. См. статью Обозовой в настоящей монографии). В настоящее время Т. А. Обозова исследует социальное обучение у большеклювых ворон на острове Шикотан (Малые Курилы), популяция которых обладает целым набором специфических способов добывания пищи, а также провела пилотные исследования способности сов к решению простейшего когнитивного теста [Obozova, Zorina 2011].

Данные о сходстве наиболее сложных форм когнитивной деятельности человекообразных обезьян и высших птиц подтверждают высказанную еще в 1970-е гг. гипотезу Л. В. Крушинского [1968; 1977] о том, что эволюция мозга и психики этих двух классов позвоночных происходит независимо, но параллельно и достигает сходных высших результатов. В настоящее время такую же гипотезу развивают Н. Клэйтон и Н. Эмери, опираясь при этом на другую группу данных [Emery 2006; Emery, Clayton 2005; Seed et al. 2009].

В 2000–2010-е гг. продолжаются разносторонние исследования когнитивных способностей приматов [Зорина 2011б; Premack, Premack 2003; Rumbaugh et al. 2007; 2011]. Получены доказательства наличия у них таких форм абстрактного мышления как выявление аналогий в структуре двухкомпонентных стимулов [Bovet, Vauclair 2001; Flemming et al. 2008; Oden et al. 2001; Thompson, Oden 2000; Vonk 2003]. Обнаруживаются все новые формы орудийной деятельности приматов как благодаря экспериментам, так и в результате наблюдений в условиях свободного поведения [Mendes et al. 2007; Martín-Ordás et al. 2012; Vancatova 2008a; 2009; Volter, Call 2012].

Продолжаются работы с «говорящими» шимпанзе, часть которых находится в общении с экспериментаторами десятки лет (около 40 лет так называемая «семья Уошо»). С. Сэвидж-Рамбо более 30 лет продолжает работать с колонией бонобо («семья Мататы»), члены которой постоянно взаимодействуют с людьми, иногда с момента появления на свет. Уже два поколения детенышей⁵ сформировали «языковое поведение» путем подражания окружающим их людям, а также сородичам. Появилась тенденция рассматривать этот факт как формирование своеобразной культуры в сообществе *Homo / Pan* [Savage-Rumbaugh et al. 2001; 2006; Fields et al. 2007].

⁵ Второе поколение бонобо, появившихся в Центре изучения языка в Атланта: дети Мататы — Канзи (1980) и Панбэниша (1987–2012); третье поколение — Ньота (1998) и Натан (2000–2009) — сыновья Панбэниши, Теко (2010) — сын Канзи и Элики.

Особое внимание уделяется анализу когнитивных основ «языкового» поведения (см., например, [Fouts, Waters 2001; Rumbaugh et al. 2007]). Проводится все более глубокий анализ накопленного материала, сопоставляется языковое поведение антропоидов разных видов, воспитанных в разных условиях, а также детей соответствующих возрастных групп (например, [Gillespie-Lynch et al. 2011]). Получены новые доказательства сходства и уточнены различия в языковом поведении обезьян и детей [Greenfield et al. 2008]. Например, подтверждено наличие у шимпанзе и бонобо декларативных высказываний, с помощью которых они называют предметы, взаимодействуют и договариваются друг с другом, а также сообщают о событиях прошлого и будущего. В то же время показано, что декларативные высказывания встречаются у обезьян реже, чем у детей, и в меньшем числе ситуаций [Lyn et al. 2011b].

Отдельное, весьма значимое направление исследований — это изучение «social cognition», когнитивных основ социального поведения, специфики и природы представлений (знаний) животных о социальной структуре сообщества, в том числе о психологических механизмах поддержания его структуры [Томаселло 2011; Byrne 1997].

Следует упомянуть также уникальные исследования высших форм поведения муравьев, начатые еще в 1960-е гг. под руководством Ж. И. Резниковой. Полученные ею данные радикально меняют многие стандартные представления о стереотипности поведения насекомых как о проявлении только жестких врожденных программ. В своих книгах Жанна Ильинична развивает также некоторые новые представления о когнитивных способностях животных, о роли социального обучения и подражания, о специфике коммуникативных систем и т. д. [Резникова 2005; 2009; Резникова, Пантелеева 2011; Reznikova 2007].

Завершая краткое изложение истории экспериментального изучения мышления животных и выявленных в результате фактов, нужно отметить, что мы не коснулись многих важных аспектов обсуждаемой проблемы. В частности, упомянув о том, что ряд видов систематически применяет орудия в природных условиях, мы не затронули вопрос о том, как формируется «культурная традиция» употребления определенных орудий в разных популяциях шимпанзе и каков относительный вклад мышления и других ментальных процессов (обучения наблюдением, подражания) в формирование таких традиций (см. [Резникова 2005; de Waal 2001; McGrew 2008; 2010]). Вопрос можно поставить и шире: в какой мере на проявления операций мышления влияет генетическая предрасположенность и/или предшествующий опыт. Тесно связан с ним и вопрос о том, каков

вклад экологической специализации вида в решение того или иного типа задач. Эти вопросы рассмотрены в ряде наших работ и должны стать предметом отдельного обзора.

Подводя итог приведенным данным, можно отметить, что современные знания о мышлении животных получены из трех основных источников, которые дополняют друг друга: эксперименты в лаборатории, наблюдения за естественным поведением животных, а также эксперименты, в которых используются обычные лабораторные методики, но проводятся они в природных (или приближенных к ним) условиях на животных, находящихся в свободном поведении [Фирсов 1977; 2010; Obozova et al. 2011; 2012; Vancatova 2008a; 2009; Zorina 2005].

Определенную роль играют и эпизодические наблюдения за поведением животных в естественных условиях. Именно на этой основе издавна складывались первоначальные представления об уме животных, хотя многие из них не прошли проверку временем и по мере накопления данных этологии получили другую трактовку. Благодаря подробным описаниям репертуара поведения животных каждого вида, сделанным этологами, появилась возможность отличать акты мышления как экстренные решения в новой ситуации от внешне разумных и целесообразных поведенческих актов, которые, тем не менее, выполняются по характерной для данного вида генетической (инстинктивной) программе, т. е. имеют совершенно другую природу.

Достоверность наблюдений, сделанных неспециалистами, как правило, вызывает сомнения, и использовать их следует с большой осторожностью. В связи с этим можно привести высказывание Дж. Гудолл:

Умное поведение шимпанзе области Гомбе мы наблюдали многократно. Но как часто приходится иметь дело с рассказами случайных очевидцев! И хотя я твердо уверена, что такие рассказы при их осторожной оценке могут дать многое для понимания сложного поведения шимпанзе, все равно испытываешь облегчение, когда та или иная когнитивная способность, якобы наблюдавшаяся в природных условиях, выявляется и в строгих лабораторных опытах [Гудолл 1992: 51].

Сходную мысль высказывал и Л. В. Крушинский, анализируя собственные многочисленные наблюдения:

Конечно, трудно отделить научные факты, полученные в результате наблюдения, от тех знаний, которые устанавливаются в эксперименте. Мы привыкли видеть науку там, где есть количественная оценка

какого-нибудь явления. Изучение рассудочной деятельности в условиях свободного поведения приводило в основном к тому, что складывалось лишь впечатление о наличии у собак рассудка. Однако те лабораторные эксперименты, которые были разработаны в результате этих впечатлений, их подтвердили. Они подтвердили и то, что сами наблюдения были правильными. А это значит, что они *имеют определенное научное значение* [Крушинский 2006: 52] (курсив наш).

Некоторые факты, отмеченные в результате эпизодических наблюдений в природе, стали моделью для создания лабораторных методик и подтвердили правомерность их отнесения к категории разумных актов. Так, например, наблюдения за собаками позволили Л. В. Крушинскому разработать два теста для оценки способности животных решать элементарные логические задачи (подробнее см. [Зорина 2005]), а гипотеза о способности шимпанзе к транзитивному заключению и методика его изучения появилась у Д. Примэка [Gillan 1981; Premack, Premack 2003] благодаря данным о специфике их социального поведения. Многократно описанный в литературе эпизод, когда вóрон в засу-ху смог напиться, бросая камешки в дупло, на дне которого было чуть-чуть воды, стал прообразом для лабораторного теста, который оказался пригодным для многих видов: животному предлагается достать приманку, которая находится (плавает) в стеклянной трубке, на четверть заполненной водой [Mendes et al. 2007]. Тест успешно решили орангутаны и шимпанзе [Volter, Call 2012], которые набирали в рот воду из поилки и доливали ее в трубку до нужной высоты, а также грачи, которые поднимали уровень при помощи камней [Bird, Emery 2009].

Наконец, всё большую роль в решении этой проблемы играют систематические наблюдения этологов за животными в их природной среде обитания. Они позволили подтвердить, что шимпанзе и другие антропоиды по собственной инициативе используют предметы в качестве орудий не только в лабораторных условиях, но и в природе [Гудолл 1992; Pruetz 2006; Pruetz, Bertolani 2007].

Несмотря на важность наблюдений за поведением, основную роль в познании проблемы мышления животных играют все-таки экспериментальные исследования, методология которых постоянно формировалась и совершенствовалась.

Основу современной методологии составляет, прежде всего, широкий сравнительный подход, традиция использования которого восходит к трудам Ч. Дарвина. Необходимость его применения обосновывал в своих трудах В. А. Вагнер, а Н. Н. Ладыгина-Котс реализовала на всех этапах своих исследований. Выше мы приводили

примеры того, как расширение числа изучаемых видов позволяет по-новому взглянуть на природу той или иной стороны психики у животных разных филогенетических групп (сравнительная характеристика способности к самоузнаванию, комплексное изучение способностей птиц с разными уровнями организации мозга и т. д.).

Важное значение имеет также выработка критериев, согласно которым те или иные акты поведения могли быть отнесены к проявлениям мышления, а также применение совокупности методик, которые позволяли ли бы охарактеризовать не способность к решению какого-то одного вида задач, а по возможности наиболее полный спектр когнитивных способностей.

Эпиграфом к описанию методик изучения мышления может служить высказывание В. Келера [1930: 203] о том, что «всякое испытание интеллекта необходимо является испытанием не только для испытуемого, но и для самого экспериментатора». Имеется в виду, что когнитивные тесты должны соответствовать ряду условий, чтобы выявлять проявления мышления животных, а не другие ментальные процессы. Перечислим некоторые из них:

1. структура задач должна допускать решение при первом же предъявлении, не требуя проб и ошибок;
2. при повторных предъявлениях задачи необходимо обеспечить новизну стимулов и ситуации;
3. у животного должна быть создана мотивация, побуждающая его решать задачу;
4. дизайн эксперимента должен соответствовать сенсорным, манипуляционным и локомоторным возможностям животных данного вида;
5. задача должна учитывать экологические и этологические особенности исследуемого вида;
6. необходимо устранение признаков-подсказок, которые животное могло бы использовать при решении (например, обонятельные и пространственные стимулы);
7. необходимо устранение невольных подсказок экспериментатора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, современные представления о высших психических функциях животных основаны как на результатах комплекса разноплановых экспериментов представителей разных отраслей био-

логии и психологии, так и на наблюдениях этологов за поведением животных в природной среде обитания.

Результаты представленных работ по сравнительной характеристике элементарного мышления животных свидетельствуют, что оно формировалось в процессе эволюции постепенно и его зачатки в той или иной степени имеются у многих групп современных животных. У человекообразных обезьян они достигают уровня 2-летних детей, что свидетельствует (наряду с другими данными) об отсутствии разрыва («непроходимой пропасти») в когнитивных способностях человека и животных. Эти данные подтверждают гипотезу, что мышление и речь человека имеют биологические корни.

Л. В. КРУШИНСКИЙ И ЭТОЛОГИЯ

Е. А. Гороховская

Этология как научное направление, основы которой заложили К. Лоренц и Н. Тинберген, разделив участь целого ряда научных дисциплин, таких как генетика и кибернетика, в СССР первоначально получила ярлык «буржуазного идеалистического направления». Этологический подход к поведению резко отличался от павловского учения, которое на долгое время превратили из научной теории в идеологическую догму. Пока этология не стала официально признанной, ее судьба в нашей стране была трудной и противоречивой. Леонид Викторович Крушинский был одним из очень немногих ученых, благодаря которым... в этот период об этологии стало известно широкому кругу советских биологов. Крушинский активно способствовал распространению этологических идей и пропаганде ее достижений. Это требовало смелости в той обстановке, которая возникла после состоявшейся в 1950 г. печально знаменитой «павловской сессии», Объединенной сессии АН СССР и АМН СССР, посвященной проблемам физиологического учения академика И. П. Павлова. На этой сессии подверглись разгрому все физиологические направления, не только осмелившиеся критиковать какие-то стороны павловского учения, но и просто не вписывающиеся в рамки ее вульгаризированной версии, навязанной устроителями сессии. Важной вехой для формирования обвинительной официальной позиции по отношению к этологии стала статья Г. Д. Смирнова «О материалистическом понимании основ поведения животных (По поводу сборника трудов конференции английского Общества экспериментальной биологии “Физиологические механизмы в поведении животных”»)», опубликованная в 1952 г. в Журнале высшей нервной деятельности, который был учрежден после «павловской сессии» и стал официальным органом советской нейрофизиологии. Взглядам участвовавших в этой конференции этологов и, прежде всего, К. Лоренца, автор дает

жесткую отповедь как противоречащим учению Павлова. Главной мишенью уничтожающей критики стала названная идеалистической идея спонтанной деятельности нервной системы, которая разрабатывалась в зарубежной нейрофизиологии и на которой базировалась физиологическая трактовка поведения в этологической теории. После смерти Сталина и наступления в нашей стране так называемой «оттепели» ситуация стала меняться, но последствия злополучной сессии ощущались еще долго.

Работы основоположников этологии были известны Крушинскому давно. В 1940-е гг. он начал разрабатывать свою собственную теорию поведения, сформулировал понятия унитарной реакции и биологической формы поведения, используя представления рефлексорной теории и концепцию доминанты А. А. Ухтомского. В этот период Л. В. Крушинский в своих статьях, посвященных теоретическому анализу поведения, — «Наследственное “фиксирование” индивидуально приобретенного поведения животных и происхождение инстинктов» [Крушинский 1944] и «Некоторые этапы интеграции в формировании поведения животных» [Крушинский 1948] — уделяет внимание взглядам Конрада Лоренца. Он приводит ряд наблюдений и представлений Лоренца, которые, по его мнению, подтверждают его собственные наблюдения и умозаключения. Так, указывая на возможность «проявления инстинктивных реакций при отсутствии специфических внешних раздражителей», он ссылается на введенное Лоренцом понятие «реакции вхолостую» ([Крушинский 1944], цит. по: [Крушинский 1991: 48]). Рассматривая унитарную реакцию как целостный акт поведения, представляющий собой «сложную интеграцию», или «переплетение» условных и безусловных рефлексов, Крушинский обращается к Лоренцу как к своему единомышленнику:

Яркие примеры наличия непрерывных переходов между врожденным инстинктивным и индивидуально приобретенным поведением имеются в работах Лоренца. Изучая формирование птенцового поведения, этот автор установил наличие теснейшего переплетения при этом врожденных и индивидуально приобретенных компонентов ([Крушинский 1948], цит. по: [Крушинский 1991: 144]).

Нужно отметить, что в цитированных Крушинским статьях Лоренца вводится представление о «сцеплении» (*Verschränkung*) врожденных инстинктивных и приобретенных компонентов в функционально едином поведенческом акте. Это представление Лоренца в некотором отношении перекликается с понятием унитарной реак-

ции, но Крушинский о нем не упоминает. При обсуждении унитарных реакций Крушинский указывает на разброс мнений «о соотношении врожденного и индивидуально приобретенного в поведении», упомянув Лоренца как сторонника неизменности инстинктов. По мнению Крушинского, причина этих разногласий в том, что приверженцы разных точек зрения под инстинктом на самом деле понимают разные унитарные реакции с различным соотношением врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Рассматривая другое введенное им понятие «биологической формы поведения» как объединения отдельных унитарных реакций, каждая из которых является целостной и автономной, Крушинский обращается к наблюдениям Лоренца, которые, по его мнению, являются примерами выпадения отдельных унитарных реакций из полового поведения ([Крушинский 1948], цит. по: [Крушинский 1991: 137]). В целом можно сказать, что в этих статьях 1940-х гг. нет критики взглядов Лоренца. Однако следует учесть, что в них он опирался на работы Лоренца, в которых тот еще придерживался рефлекторной теории и не выдвигал своей альтернативной физиологической гипотезы [Lorenz 1935; 1937].

После «павловской сессии» развивать самостоятельные представления о поведении и объективно рассматривать в публикациях этологический подход, не совпадающий с павловским учением, было практически невозможно. Только к концу 1950-х гг. ситуация стала понемногу меняться. И уже с конца 1950-х гг. Л. В. Крушинский рассказывает об этологии в своих лекциях «Физиология высшей нервной деятельности», которые он читал на биологическом факультете МГУ. В то время для студентов это была практически единственная возможность узнать о новой науке. Слушавшие этот курс в 1957 г. В. Э. Всеволодов и В. А. Голиченков вспоминают: «Лекционный курс Крушинского заслуживал, скорее, названия “Основы этологии”». На нас эти лекции произвели поистине ошеломляющее впечатление, до этого мы почти ничего не слышали о тех поразительных явлениях, которые изучает этология» [Всеволодов, Голиченков 2006: 445].

В 1960 г. вышла в свет книга Л. В. Крушинского «Формирование поведения животных в норме и патологии», в которой он изложил свою теорию поведения. В первой ее главе «Взаимоотношение врожденных и индивидуальноприобретенных компонентов в формировании поведения животных» он обращается к этологическому пониманию механизмов поведения в связи с дальнейшей разработкой предложенных им ранее понятий «унитарных реакций» и «биологических форм поведения». Здесь он уже пишет об этологии как об особом научном направлении и излагает (причем очень точно по смыслу и

терминологически, что в то время было беспрецедентным) физиологическую гипотезу инстинктивного поведения, разработанную К. Лоренцем и Н. Тинбергенем. Крушинский подверг эту гипотезу критике, не соглашаясь с ней и трактуя такие этологические представления об иерархической организации поведения, выполнении инстинктивных действий в ответ на ключевые стимулы и «реакции вхолостую» с позиции принципа доминанты А. А. Ухтомского. Критика эта была крайне уважительной, аргументированной, исключительно научной и разительно отличалась от идеологически ориентированных обвинений в идеализме, присутствовавших тогда у других советских критиков этологии. По мнению Крушинского, «вся интегрированная совокупность актов поведения животных», описываемых Тинбергенем в его иерархической модели, представляет собой биологическую форму поведения животных, отдельные элементы которой являются унитарными реакциями. А проявление биологической формы поведения, согласно Крушинскому, «связано с возникновением в центральной нервной системе определенного очага стойкого повышения возбудимости — доминанты». В свою очередь этот очаг, «возникающий под влиянием как внешних, так и внутренних раздражителей, обуславливает то, какие унитарные реакции могут проявляться в данный момент в поведении животного» [Крушинский 1960б: 54—56]. Подводя итог своему анализу гипотетических физиологических механизмов, предложенных Лоренцем и Тинбергенем, Крушинский в этой книге утверждает, что

...описанные представителями этологического направления факты можно объяснить уже известными физиологическими закономерностями деятельности нервной системы; они не нуждаются в гипотетическом допущении системы блокирующих механизмов и спонтанного оттока возбуждения через прорванные блоки, обуславливающего проявление реакции «вхолостую» [Там же: 58].

Считая Конрада Лоренца своим соратником, Крушинский в 1961 г. посылает ему свою книгу «Формирование поведения животных в норме и патологии», и с этого времени у них завязывается содержательная научная переписка. К сожалению, из этой переписки сохранились только немногие из писем Лоренца в семейном архиве Крушинского и в архиве его лаборатории и несколько писем Крушинского, обнаруженные в личном архиве Лоренца. В своем первом письме Крушинскому от 22 июня 1961 г., благодаря его за присланную книгу, Лоренц пишет:

Глубокоуважаемый коллега, к сожалению, я вынужден писать Вам по-немецки, так как мой приобретенный в плену русский, который никогда не был очень правильным грамматически, слишком забылся, чтобы отвечать Вам на этом прекраснейшем из всех языков. <...> Я могу читать по-русски немного лучше, чем писать, и чтение Вашей книги наконец заставит меня улучшить мой русский. В случае, если Вас заинтересует участие в маленьком конгрессе нашего узкого исследовательского направления, который состоится 12—22 сентября этого года, я прилагаю формальное приглашение и должен сказать, как сильно мы были бы рады увидеть Вас как представителя советской науки о поведении в нашем кругу¹.

Речь идет здесь о приглашении на VI Международную этологическую конференцию, которая состоялась в Германии в Штарнберге.

Лоренц признал Крушинского своим единомышленником и считал, что они занимаются общим делом. Вот как он говорит об этом в письме от 5 января 1962 г.:

Вы совершенно правы, что выяснять физиологические механизмы поведения — очень трудная задача, чтобы с одной стороны, не увлечься слишком большими упрощениями, а с другой стороны, не запутаться в цепи причинных связей. Совершенно ясно, что именно наша область стала оплотом и последней линией обороны от витализма с одной стороны, и от далекого от природы американского упрощения, с другой! Я очень рад заключить из Вашей книги, что мы так сильно совпадаем по принципиальным вопросам в понимании природы².

В следующем письме от 20 мая 1962 г. Лоренц продолжает подчеркивать то, что их объединяет:

Что меня особенно радует... это параллелизм мнений, которые мы оба с Вами имеем о взаимодействии врожденных и приобретенных компонентов поведения животных. Что столь многие американские бихевиористы и, к сожалению, также многие англо-говорящие этологи полностью забыли, это то, что в основе каждого процесса приобретения должна лежать безусловная реакция. В ней содержится

¹ К. Лоренц Л. В. Крушинскому, 22 июня 1961 г. Семейный архив А. Л. Крушинского.

² К. Лоренц Л. В. Крушинскому, 20 мая 1962 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

«программа» того, чему животное должно учиться, чтобы его поведение формировалось так, чтобы оно способствовало выживанию вида! <...> Параллельность наших основных взглядов, естественно проявляется также в выборе объекта и в направлении наших интересов. Мне кажется абсолютно само собой разумеющимся — и Вам, очевидно, также, — что можно быть хорошим физикалистом и точным естествоиспытателем, не будучи атомистом и не теряя из виду целостность и интегративную работу центральной нервной системы, или, выражаясь противоположным образом, можно думать в понятиях целого и систем, не впадая тем самым в мистическую телеологию или вовсе в витализм. И, однако, такое само собой разумеющееся понимание обнаруживается у совсем немногих физиологов-исследователей поведения! Истинная радость найти такого настолько проникнутого им, как Вы³.

Книгу Крушинского Лоренц действительно читал по-русски и в том же письме заметил, что русский текст дал ему более адекватное понимание мыслей Крушинского, чем появившейся позже ее английский перевод:

В переводе Василия Хайта [Basil Night] у меня вызывало особую досаду то, что там, где Вы говорите о переплетении врожденных и приобретенных компонентов, он переводит это как «mingling», что означает смешение. Такие тонкости перевода вовсе не пустяки, так что я тем более радуюсь, что я в состоянии читать Вашу книгу в оригинале по-русски!

В этом письме Лоренц довольно подробно описывает основные направления исследования возглавляемого им Института физиологии поведения (Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie) и сообщает, что дал указание всем отделам института присылать Крушинскому оттиски своих работ. Рассказывая о собственных исследованиях, он опять отмечает сходство их научных подходов:

Программа работы моего собственного отдела в краткой формулировке точно та же, что Вы дали в предисловии Вашей книги в его первой части, а именно исследование взаимодействия врожденных и приобретенных компонентов поведения. Моим идеалом было бы исследование системы действий по возможности во всех различных

³ К. Лоренц Л. В. Крушинскому, 20 мая 1962 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

областях интеграции у хорошо знакомого высокоорганизованного организма. Один из моих главных объектов — серый гусь по той простой причине, что эту птицу можно так легко держать в большом количестве свободно летающей и в естественном окружении, но одновременно настолько прирученной, что возможны точные наблюдения и эксперименты.

В архиве Конрада Лоренца сохранилась, к сожалению, только часть письма Крушинского, которое, как я предполагаю, судя по его содержанию, было ответом на это письмо Лоренца. В нем он рассказывает об исследованиях А. Н. Промптова, называя его «мой покойный друг», и предлагает Лоренцу прочесть его книгу:

Несколько лет тому назад посмертно была издана подготовляемая, но не законченная им самим, книга по поведению воробьиных птиц. Если Вы не знакомы с этой книгой, я пришлю ее Вам, свой экземпляр, который Вы сможете продержать у себя сколько Вам угодно времени.

И дальше он пишет о себе:

Я благодарен Вам за Вашу информацию о направлении физиологических работ Вашего института. Все эти направления работ, конечно, очень для меня интересны и я буду очень благодарен за оттиски работ всех отделений Вашего института. Моей мечтой всегда было заняться вопросом ориентации птиц в связи с нахождением путей при перелетах, но я понимаю, что невозможно расплытаться в своих научных исследованиях.

Сейчас я чувствую, что все больше и больше втягиваюсь в проблему физиологического анализа зачатков рассудочной деятельности у животных. Здесь возникает масса проблем и прежде всего вопрос о роли врожденного и индивидуальноприобретенного в осуществлении этих реакций⁴.

Крушинский и Лоренц регулярно обменивались своими публикациями и публикациями своих сотрудников. Работы лаборатории Крушинского обсуждались на проводимых Лоренцом коллоквиумах. Сотрудники Крушинского могли быть постоянно в курсе важ-

⁴ Крушинский К. Лоренцу, 1962 г. The Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research. The Konrad Lorenz Archive. Отсканированная копия этого письма любезно предоставлена Tarquin Mittermayr'ом, архивистом Архива Конрада Лоренца.

нейших этологических исследований и распространять эту информацию среди своих коллег. В октябре 1962 г. Леониду Викторовичу пришло приглашение (подписанное Н. Тинбергеном, О. Келером и Ю. Ашоффом) «принять участие в праздновании юбилея Лоренца, которому в 1963 г. исполнялось 60 лет»⁵. Ему предложили прислать для посвященных этому событию выпусков журнала *Zeitschrift für Tierpsychology* свою статью. И Крушинский отправил написанную им в соавторстве со своими сотрудниками В. М. Светухиной, Л. Н. Молодкиной, Н. П. Поповой и В. Н. Мац статью «Сравнительное физиолого-морфологическое исследование сложных форм поведения у птиц», которая и была опубликована в этом журнале в 1963 г. [Kruschinski et al. 1963]. В связи с этой публикацией, посвященной интеллекту и способности к экстраполяции у птиц, Леонид Викторович переписывался с О. Келером, главным редактором *Zeitschrift für Tierpsychology*. Келер, прославившийся своими исследованиями способности птиц к счету, лично редактировал статью Крушинского с соавторами, поскольку она непосредственно затрагивала его собственные научные интересы. В своих письмах он сопоставлял эксперименты Крушинского и свои опыты. Об этом Келер написал в письме от 25 мая 1963 г.:

Меня очень обрадовало то, что Вы подробно обсуждаете моих птиц <...> Эти вещи действительно стопроцентно сравнимы, так как, во-первых, в наших опытах по так называемому счету речь идет отнюдь не только о способности к обучению, но и о том, что птицы без необходимости учиться заново, спонтанно применяют выученное так же хорошо в новых ситуациях, как Ваши птицы то, что они уже знали до начала опыта (откуда они это знали, Вам самому неизвестно) применили в новой ситуации, с которой они столкнулись впервые. Серый попугай, особенно в опытах Лёглера, выполнял такое изобилие подобных перестроек и переносов, каких никогда не выполняло ни одно из них наших экспериментальных животных, но и мои вороны, галки и попугаи амазоны далеко превосходили голубей, и это совершенно точно сопоставимо с Вашими результатами.

Во-вторых, действует ли при использовании выученного другой механизм, чем при применении унаследованного или спонтанно найденного путем инсайта, это, пожалуй, все-таки вопрос. Подумайте о понятии фенотипии Richard Goldschmidt'a, фенотипических исследованиях Alfred Kühn'a и тому подобном. Онтогенез дает нам

⁵ Н. Тинберген, О. Келер, Ю. Ашофф Л. В. Крушинскому, октябрь 1962 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

некий признак в одном случае по причине наследственного фактора, а в другой раз признак выглядит точно так же при отсутствии этого наследственного фактора, но при наличии определенного внешнего фактора. В таком случае говорят, что внешний фактор фенотипирует действие наследственного фактора. Никто не утверждает, что онтогенетический механизм при этом отличается, напротив, по наблюдаемому в эксперименте развитию дифференцировки признака под действием внешнего фактора делают вывод о том, что не наблюдается в генетическом эксперименте. Точно также трамвай движется одинаково в соответствии с положением стрелки, устанавливается ли стрелка извне подсобным рабочим на улице или же изнутри вагона вагоновожатым.

Меня особенно радует, что Вы обнаружили точно те же градации (Abstufungen) и смогли добавить, что именно вороны проявляют самый большой страх и робость из всех моих экспериментальных животных. Разумеется, я на самом деле никого из них не доводил до невроза, а как только я видел, что они сбиты с толку, всегда предлагал им временно очень легкие, так называемые поощрительные задания так, чтобы они снова отвлеклись и получили удовольствие от работы⁶

Лоренц высказал признательность Крушинскому за участие в юбилейном томе журнала в своем письме от 15 ноября 1963 г.:

Я благодарю Вас от всего сердца за Ваши дружеские пожелания ко дню рождения и за участие в моем юбилейном сборнике. Позвольте также вместе с этим выразить мою сердечную благодарность и Вашим сотрудникам. Особенной радостью для меня является то, что естественно-научное исследование, поистине исключительно коллективное предприятие всего человечества, больше не расколото на две части, как это было во время сталинизма. По большой подборке оттисков, которая пришла незадолго до моего дня рождения, будут сделаны детальные доклады на наших еженедельных институтских коллоквиумах двумя моими сотрудниками, которые превосходно говорят по-русски. Развитие совместной работы с Вами, глубокоуважаемый дорогой коллега Крушинский, один из самых прекрасных подарков на день рождения, которые я вообще могу себе вообразить⁷.

⁶ К. Лоренц Л. В. Крушинскому, 15 ноября 1963 г. Семейный архив А. Л. Крушинского.

⁷ Там же.

В письме от 22 сентября 1966 г. Крушинский поделился с Лоренцом своим пониманием взаимоотношения между этологией и физиологией, о котором он говорил на Международном психологическом конгрессе в Москве:

По вопросу этологии была интересная беседа, которая выходила за программу заседания. Основные вопросы ставила д-р Э. Тобак, сотрудница Шнейрла. Основной круг вопросов, который обсуждался, это связь этологии с физиологией.

Я счел необходимым высказать по этому вопросу свою точку зрения. Я сказал о том, что этология и физиология высшей нервной деятельности развивались в значительной степени по разным путям.

Этология развивалась как зоологическая дисциплина и, насколько я вижу, продолжает в основном развиваться в направлении изучения роли поведения в структуре популяции, межвидовых взаимоотношений и понимания закономерности эволюционного процесса. Физиологические работы (как, например, прекрасное исследование Э. фон Хольста и У. Сент-Поль) являлись в значительной степени исключением из общего направления проводящихся работ. Физиология высшей нервной деятельности в значительной степени развилась под влиянием медицинской мысли и интересов медицины. Сам И. П. Павлов окончил медицинский факультет естественного отделения, большинство его основных учеников были врачами.

Однако теперь наступило время для синтеза данных физиологии и этологии⁸.

И далее, что крайне интересно, Крушинский трактует в этологическом ключе работу отечественных физиологов:

В качестве интересного примера такого синтеза может явиться работа Д-ра Адрианова и сотрудников Института мозга, которым удалось показать те структуры мозга, которые ответственны за поисковое (appetitive) и завершающее (consumatory) поведение. Как только эта работа будет опубликована, я пришлю ее Вам.

Очень интересно письмо от 30 декабря 1966 г., в котором Крушинский описывает отношение к этологии в СССР:

⁸ Л. В. Крушинский К. Лоренцу, 22 сентября 1966 г. The Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research. The Konrad Lorenz Archive. Отсканированная копия этого письма любезно предоставлена Wolfgang'ом Schleidt'ом.

<...> сейчас в нашей стране идеи этологии начинают интересовать наших физиологов. Я систематически читаю студентам несколько лекций по этологии. Недавно был мой доклад об этологии на нашей кафедре. Так как он очень затянулся, обсуждения перенесли на специальное заседание. У меня на отзыве лежит сейчас очень интересная докторская диссертация по рыбам В. Р. Протасова, в которой он удачно сочетал методы этологии и физиологии при изучении поведения рыб. В общем, у меня создалось впечатление, что этология начинает глубоко проникать в нашу физиологическую науку о поведении⁹

Там же Леонид Викторович пишет о своей работе по изучению элементарной рассудочной деятельности и ее связи с этологией:

Я считаю, что мои исследования по оценке элементарной рассудочной деятельности у животных являются в значительной степени также этологическими. Ведь та оценка умственного уровня животного, которую мы даем объективным методом, несомненно, может явиться и показателем таксономической характеристики вида. Мы сейчас можем на большом материале построить определенные ряды ума животных. <...> Мне очень интересно Ваше мнение по этому вопросу. Конечно, вопрос о физиологических механизмах элементов разума — это чрезвычайно трудный вопрос, и мы начинаем только делать попытки подойти к нему. Об этом я немного говорил на прошедшем Международном психологическом конгрессе.

В письме Крушинскому от 3 мая 1967 г. Лоренц обсуждает свое понимание этологии:

Я обычно говорю, что этология — это применение к поведению животных постановки вопросов и метода, обычных для всей биологии со времен Дарвина. Я совершенно согласен с Вами, что синтез психологии, интересующейся главным образом процессами обучения, и этологии является неотложной задачей. То, что американские психологи совершенно не понимают, и что И. П. Павлов очень хорошо знал, — это то, что обучение, само собой разумеется, тоже является филогенетически запрограммированным процессом и во всем, что

⁹ Л. В. Крушинский К. Лоренцу, 30 декабря 1966 г. The Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research. The Konrad Lorenz Archive. Отсканированная копия этого письма любезно предоставлена Tarquin Mittermayr'ом, архивистом Архива Конрада Лоренца.

Павлов понимал под безусловным рефлексом, содержится информация, приобретенная в ходе филогенеза и зафиксированная в геноме. Она направляет обучение на функциональный путь, обеспечивающий выживание вида. Об том подробно рассказано в моей работе, которая помещена во 2-ой том небольшого сборника «Tierisches und menschliches Verhalten», и в моей книге Chicago University Press «Evolution and Modification of Behavior». Меня глубоко радует, и это серьезное подтверждение правильности наших выводов, что независимые исследования в сильно отдаленных друг от друга местах пришли к таким совершенно единодушным выводам¹⁰.

В 1967—1968 гг. в лаборатории Крушинского около года работала сотрудница Лоренца Дагмар Кальтенхойзер, которая пыталась выявить наличие способностей к рассудочной деятельности у уток (см. воспоминания Д. Кальтенхойзер [Кальтенхойзер 2006]). Леонид Викторович познакомился с ней в 1966 г. на Международном психологическом конгрессе в Москве. Сохранилось часть переписки Крушинского с Лоренцем об этой стажировке¹¹. Подводя итог пребыванию Д. Кальтенхойзер в его лаборатории, Крушинский писал Лоренцу в письме от 18 июля 1968 г.:

Я думаю, что ее пребывание в нашей лаборатории было для всех нас очень полезным. Это был свежий ветер в нашей здешней исследовательской группе. Мне кажется, что мы хорошо поработали совместно, обнаружилась полная согласованность и взаимное понимание наших научных проблем. К сожалению, не все пункты программы, о которых я мечтал, удалось выполнить с утками. В этом виновата не Дагмар, а моя несколько нереалистичная программа. Меня, прежде всего, интересовало гистологическое исследование мозга по методу Гольджи, которое, к сожалению, оказалось технически неосуществимо в течение одного года. Зато нам удалось написать работу о смещенной активности у крыс в определенных условиях перенапряжения (unter bestimmten Überlastungsbedingungen) с исследованием характеристик возникающей при этом электрической активности мозга, за которую мы без инициативы Дагмар не взяли бы. Пред-

¹⁰ К. Лоренц Л. В. Крушинскому, 3 мая 1967 г. Семейный архив А. Л. Крушинского.

¹¹ В письмах Л. В. Крушинский К. Лоренцу, 22 сентября 1966 г.; 30 декабря 1966 г.; 26 июня 1967 г.; К. Лоренц Л. В. Крушинскому, 11 ноября 1967 г.; 1 декабря 1967 г.; 18 июля 1968 г., The Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research. The Konrad Lorenz Archive. Отсканированные копии этих писем любезно предоставлены Wolfgang'om Schleidt'om.

ставленный в этой работе переход к физиологическому исследованию врожденных форм поведения кажется мне многообещающим.

Я очень надеюсь, что контакт, завязавшийся между Вашим Институтом и моей Лабораторией, будет в дальнейшем развиваться и укрепляться¹².

В 1969 г. в журнале «Природа», с очень широким кругом читателей среди исследователей и научной молодежи, была опубликована статья Крушинского «Этология», написанная им в соавторстве с Кальтенхойзер. В том же году Крушинскому удалось добиться опубликования в «Природе» перевода известной статьи К. Лоренца «Эволюция ритуала в биологической и культурной сферах» [Лоренц 1969].

Крушинский переписывался и с учениками Лоренца, известными этологами Паулем Лейхаузенем и Иренаусом Айбл-Айбесфельдтом. Лейхаузен не раз посещал лабораторию Крушинского¹³.

У Крушинского завязалась переписка и с другим основоположником этологии, Николасом Тинбергеном. Судя по самому раннему из немногих сохранившихся писем Тинбергена от 14 марта 1963 г., их контакты начались еще раньше:

Пожалуйста, не могли бы Вы также дать мне знать, получили ли Вы мою подборку оттисков об исследованиях обыкновенной чайки, которую я отправил примерно 9 месяцев назад? Я очень надеюсь, что они дошли до Вас.

Вам может показаться странным, что здесь весна и что двое моих студентов уже изучают в поле обыкновенных чаек. Птицы уже прибыли на места для размножения, и это выглядит так, словно они будут точно придерживаться их обычного календаря: первое яйцо 12, 13 или 14 апреля. Наша работа продвигается скорее в экологическом направлении, но мы также начинаем новую работу о развитии поведения у птенцов. Я надеюсь, что мы будем поддерживать контакт.

Мы как раз получили английский перевод Вашей книги, и все члены нашей группы увлеченно ее читают¹⁴.

¹² Л. В. Крушинский К. Лоренцу, 8 июля 1968 г. The Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research. The Konrad Lorenz Archive. Отсканированная копия этого письма любезно предоставлена Wolfgang'ом Schleidt'ом. Оригинал письма написан по-немецки. Цитируется в моем переводе.

¹³ Личные сообщения З. А. Зориной, И. И. Полетаевой.

¹⁴ Н. Тинберген Л. В. Крушинскому, 14 марта 1963 г. Семейный архив А. Л. Крушинского.

В этом же письме Тинберген просит Крушинского приехать на VIII Международную этологическую конференцию, которая должна была состояться в осенью 1963 г. в Голландии:

Есть ли какой-то шанс, что Вы посетите нашу Международную этологическую конференцию 12—22 сентября в Голландии? Если да, пожалуйста, дайте мне знать, и я попрошу моих голландских друзей (которые организуют конференцию) послать Вам формальное приглашение. Я уверен, что очень многие из нас были бы крайне рады встретиться там с Вами.

Вскоре Крушинский получает официальное приглашение от Организационного комитета конференции, подписанное его голландскими членами Я. ван Ирселом и П. Севенстером и с рекомендательной подписью Тинбергена¹⁵. Однако на конференцию Крушинский не поехал. Он прислал в июне в Оргкомитет письмо, выражая сожаление о невозможности своего приезда и обещая прислать в ближайшем времени свою статью¹⁶. За неделю до открытия конференции, в письме от 5 сентября 1963 г. Тинберген выражает сожаление, что они с Крушинским не смогут встретиться на ней, и далее идут поразительные слова:

Между тем, я, конечно, почту за честь и удовольствие прочитать ваш доклад на этой Этологической конференции¹⁷.

Отвечая затем на вопрос Крушинского, будут ли опубликованы доклады, Тинберген пишет, что на этих конференциях публикация докладов не предусмотрена, и объясняет причину:

Это никогда не делалось; доклады считаются конфиденциальными; это делалось для того, чтобы докладчики могли свободно рассматривать идеи, которые они считают еще не созревшими для публика-

¹⁵ J. J. A. van Jersel and Dr. P. Sevenster, The Organising Committee of 8th International Ethological Conference Л. В. Крушинскому, 16 апреля 1963 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

¹⁶ Л. В. Крушинский Я. ван Ирселу и П. Севенстеру, 3 июня 1963 г. Архив исследовательской группы Behavioural Biology, the Institute of Biology Leiden, Leiden University. Фотография этого письма любезно предоставлена руководителем этой группы Карелом тен Кате (Carel ten Cate).

¹⁷ Н. Тинберген Л. В. Крушинскому, 5 сентября 1963 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ. Предоставлено в архив лаборатории Н. Л. Крушинской.

ции, но которые могли бы быть стимулирующими и подвергаться неформальной критике.

Доподлинно неизвестно, был ли прочитан доклад Леонида Викторовича на Международной этологической конференции в Голландии и присылал ли он туда текст своего доклада. В сборнике тезисов докладов этой конференции, которые были размножены перед конференцией нетипографским способом для раздачи докладчикам, тезисов Крушинского нет [VIII ИЕС 1963]. Однако, возможно, сборник был составлен и размножен раньше, чем пришел текст от Леонида Викторовича, и до того, как Тинберген отправил ему письмо со своим обещанием прочесть доклад. Если это состоялось, можно говорить о заочном участии Крушинского в одной из ранних Международных этологических конференций. Я думаю, что это не исключено, поскольку письмо Тинбергена написано совсем незадолго до открытия конференции.

Так или иначе, на этой конференции о Крушинском шел разговор. Побывавшая на ней исследовательница поведения животных из Израиля Р. Шлеп (R. Szlep) в письме Леониду Викторовичу от 22 октября 1963 г. пишет, что слышала там очень хорошие отзывы о его книге в английском переводе и просит прислать ей русский оригинал¹⁸. Интересно, что в августе того же 1963 г., судя по всему, состоялось заочное выступление Леонида Викторовича на XVI международном зоологическом конгрессе по приглашению известного американского этолога Мартина Шейна (Martin W. Schein), одного из основателей американского Общества поведения животных (The Animal Behavior Society), который еще в 1959 г. посетил лабораторию Крушинского¹⁹. В письме, в котором он приглашает на конгресс Леонида Викторовича, М. Шейн сообщает, что с большим интересом прочел его книгу «Формирование поведения животных в норме и патологии» в английском переводе [Krushinski 1962]. А в письме от 6 марта 1963 г., сожалея, что Леонид Викторович не сможет приехать на конгресс, М. Шейн обещает попросить прочесть его доклад своего коллегу, знакомого с работами Крушинского²⁰. В программе конгресса доклад Крушинского под названием «Развитие поведения животных» Krushinski (Development of Behavior in Animals) фигурирует

¹⁸ R. Szlep Л. В. Крушинскому, 22 октября 1963 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

¹⁹ Martin W. Schein Л. В. Крушинскому, 16 января 1963 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

²⁰ Martin W. Schein Л. В. Крушинскому, 6 марта 1963 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

в заседании секции «Онтогенез паттернов основных реакций» (The Ontogeny of Basic Response Patterns) 23 августа [XVI ICZ 1963: 49].

Но вернемся к переписке с Тинбергеном. В 1970 г. Крушинский попросил Тинбергена разрешить публикацию перевода его знаменитой книги «Любопытные натуралисты» и получил согласие. Отрывки из нее сначала появились в журнале «Природа» [Тинберген 1970a], а потом она вышла у нас целиком под названием «Осы, птицы, люди» [Тинберген 1970b]. Последнее по времени письмо Тинбергена из сохранившихся написано 29 ноября 1977 г., спустя четыре года после получения им Нобелевской премии. В нем он благодарит Крушинского за присланную книгу «Биологические основы рассудочной деятельности» и рассказывает о своем этологическом подходе к проблеме аутизма:

Главная задача, которой я именно теперь занимаюсь, — это полная переписка и приведение в соответствие с современными данными работы, которую моя жена и я представили в 1972 г. (трудно предположить где, в приложении к *Zs. f. Tierpsychologie*) о раннем детском аутизме. Эта первая статья была в сущности правильной, но плохо написанной, как с научной, так и с тактической точки зрения, так как мы разъярили английских и американских психиатров! Ирония в том, что именно нам этологам приходится говорить: огромное большинство случаев детей-аутистов обусловлены не генетическими дефектами, не «органическим повреждением мозга», а в очень, очень значительной степени неправильным воспитанием! Разве не забавно, что мы, кому сначала приходилось убеждать людей, что только что родившиеся младенцы не «*tabulae rasaе*», а имеют целый запас генетически запрограммированных способностей, теперь должны убеждать детских психиатров, что многие из их бедных пациентов пострадали от социального воздействия или же от воздействия среды! Но поскольку это означает, что этих детей можно спасти путем их перевоспитания (и их докторов, терапевтов и родителей), мы должны четко это изложить. Не имея медицинской квалификации (помимо того небольшого обстоятельства, что меня наградили Нобелевской премией по медицине), мы сталкиваемся с почти невероятным противодействием со стороны того, что мы здесь называем медицинским «истеблишментом» — одновременно глупого и высокомерного, особенно в этой области. Но, ведя почти подрывную деятельность, мы получили возможность лечить некоторых детей, и мы добились успеха! Однако моя работа будет состоять в том, чтобы изложить на бумаге так ясно и убедительно, как я могу, все наши рассуждения и работу, на которых основаны наши теории. Бедные психиатры не имеют представления

о том, что означает «биологический» подход к проблемам поведения. Некоторые из них аналитики-догматики «в духе Marjorie Klein», и бессмыслица, которую думают и говорят эти люди, невероятна²¹.

В своем ответном письме, копия которого сохранилась в архиве Лаборатории физиологии и генетики поведения в МГУ, Крушинский благодарит Тинбергена за письмо и присланные книги²². Леонид Викторович был знаком также с известным английским этологом Дж. Круком, который в 1974 г. приезжал в Москву и посещал лабораторию Крушинского²³. Среди корреспондентов Крушинского были американский этолог-орнитолог У. Дилгер (W. C. Dilger)²⁴ и крупный немецкий биолог, один из основоположников синтетической теории эволюции Бернхард Ренш, занимавшийся также этологическими исследованиями²⁵.

Л. В. Крушинский так и не побывал ни на одной из Международных этологических конференций, но он принимал участие их организации. Близкий друг Леонида Викторовича генетик Д. К. Беляев, в круг интересов которого входила генетика поведения, в январе 1975 г. прислал Крушинскому копию своего официального письма в Президиум Академии наук СССР о необходимости для советских ученых участвовать в Международных этологических конференциях. В этом письме Беляев, сообщив, что он наряду с некоторыми другими советскими исследователями получил приглашение на очередную XIV Международную этологическую конференцию, которая должна была состояться в этом году в Италии в городе Парма 27 августа — 5 сентября, и, упомянув, что является членом Международного этологического комитета, энергично и резко пишет:

До сих пор лишь я — единственный из советских специалистов, имел возможность однажды принять участие в работе XII Международной конференции в Эдинбурге.

²¹ Н. Тинберген Л. В. Крушинскому, 29 ноября 1977 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

²² Л. В. Крушинский Н. Тинбергену, 6 января 1978 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

²³ Личные сообщения З. А. Зориной, И. И. Полетаевой. См. также письмо Дж. Крук Л. В. Крушинскому, 12 марта 1976 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ, предоставленное в архив лаборатории Н. Л. Крушинской, копии писем Л. В. Крушинский Дж. Крку, 6 января 1977 г. и Л. В. Крушинский Дж. Крку, конец 1977 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

²⁴ См.: Л. В. Крушинский У. Дилгеру, 16 октября 1960 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

²⁵ См. письмо: В. Rensch Л. В. Крушинскому, 4 марта 1966 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ, предоставленное в архив лаборатории Н. Л. Крушинской.

Мне кажется совершенно ненормальным и странным, что до настоящего времени советские этологи были практически устранены от непосредственных контактов с зарубежными учеными в этой бурно развивающейся области биологии.

Между тем, советским ученым есть, что показать на международных форумах этологов.

В связи с этим обращаюсь к Вам с настоятельной просьбой организовать в 1975 году и направить в Италию на упомянутую конференцию группу советских ученых-этологов²⁶.

Беляев также специально упоминает о желательности командировать туда Л. В. Крушинского. Обращение Беляева возымело действие. Президиум Академии наук СССР издал 21 февраля 1975 г. Постановление о создании Советского оргкомитета по подготовке к XIV международной этологической конференции, в состав которого вошел Л. В. Крушинский²⁷. Леонид Викторович работал в советских оргкомитетах и следующих этологических конференций. Сохранилось письмо Крушинскому от известного британского этолога П. Бейтсона, в котором тот обсуждает некоторые детали, связанные с включением в программу Международной этологической конференции в Оксфорде в 1981 г. докладов советских участников²⁸.

В 1960-е гг. Крушинский прикладывал много усилий к распространению знаний об этологии. В наступившей «оттепели» идеологический пресс в науке стал менее жестким, и об этологии стало можно открыто говорить и писать. Но это было непросто. С одной стороны, в эти годы в нашей стране постепенно начались исследования поведения животных в этологическом ключе, прежде всего, зоологические, но их авторы очень мало и крайне осторожно обсуждали особые механизмы поведения, о которых шла речь в зарубежной этологии. С другой стороны, этология по-прежнему жестко критиковалась с использованием идеологических формулировок как буржуазное идеалистическое направление (см. об этом [Гороховская 2006]).

В этот период Крушинский подробно рассматривает основные положения и достижения этологии в целом ряде статей, а также дела-

²⁶ Д. К. Беляев Г. К. Скрыбину и С. Г. Корнееву, 21 января 1975 г., копия этого письма отправлена Л. В. Крушинскому. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

²⁷ Постановление № 29 Президиума Академии наук СССР, Бюро Отделения общей биологии от 21 февраля 1975 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

²⁸ П. Бейтсон Л. В. Крушинскому, 1 июля 1981 г. Архив Лаборатории физиологии и генетики поведения, МГУ.

ет много докладов об этологии в МГУ и в самых разных научных собраниях. В 1960-е гг. помимо Крушинского с пропагандой этологии выступил только К. Э. Фабри в своей статье «О некоторых основных вопросах этологии», опубликованной в 1967 г. в Бюллетене Московского общества испытателей природы [Фабри 1967].

В опубликованной в ежегоднике «Орнитология» в 1960 г. статье «Изучение поведения птиц», которая была обращена к зоологам, Крушинский рассказывает об этологии, делая упор на ее достижениях [Крушинский 1960a]. Так, он пишет об этологических исследованиях коммуникации (он называет ее здесь «сигнализацией»), о показанной этологами таксономической важности поведения. Однако он почти не использует в этой статье собственно этологических терминов. Например, вместо «ключевых стимулов» он пишет о «специфических признаках» или «натуральных безусловно-рефлекторных раздражителях», а вместо «запечатления» — о «фиксации птенцового поведения на своих родителей», последнее, впрочем близко по смыслу к оригиналу. Этологическое понимание физиологических механизмов поведения Крушинский излагает здесь довольно кратко, в самых общих словах и не приводит своей критики, констатируя только, что взгляды этологов выходят за рамки рефлекторной теории и «трудно согласуются с современными представлениями классической физиологии», а также упомянув, что критический разбор этологии есть у А. Н. Промптова и Х. С. Коштойнца. Совершенно ясно, что Крушинский стремился пробудить интерес орнитологов к этологии. В 1969 г. в Большой медицинской энциклопедии выходят статьи Крушинского «Этология» [Крушинский 1969a], а также «Инстинкт» [Крушинский 1969b], где также уделяется внимание этологии. В совместной с Д. Кальтенхойзер статье, опубликованной в 1969 г. в «Природе» [Крушинский, Кальтенхойзер 1969], дается чрезвычайно привлекательный образ этологии. Она представлена как очень важное, передовое направление в изучении поведения, добившееся уже значительных успехов. Учитывая, что среди читателей будут преобладать люди, воспитанные в павловских традициях понимания поведения, и желая оградить этологию от возможных нападок, Крушинский в начале статьи пишет, что «в своей деятельности этологи в значительной мере исходили и исходят из положения И. П. Павлова и его школы о разделении поведения на условные и безусловные реакции». Когда речь идет о физиологических представлениях этологов, то здесь Крушинской не в форме критики, а в виде поддержки и защиты этологических открытий дает свою трактовку спонтанного поведения животных — повышенной готовности к совершению тех или иных действий

или «реакций вхолостую» — опять же с точки зрения концепции Ухтомского, используя в этом контексте и термин «безусловнорефлекторный центр». С тех же позиций он трактует и результаты экспериментов соратника Лоренца физиолога Э. фон Хольста, призванные доказать спонтанную нейрофизиологическую природу инстинкта. Опять же для того, чтобы защитить этологию, в статье отвергается негативная критическая оценка этологической концепции, которая присутствовала в вышедшей незадолго до этого книге А. Д. Слонима «Инстинкт» (1967). Здесь также рассказывается о нейрофизиологическом изучении важного для этологии явления «смещенной активности», которое Леонид Викторович проводил на крысах вместе со своей сотрудницей Александрой Федоровной Семиохиной и Дагмар Кальтенхойзер. Фактически такое исследование — пример нейроэтологии. В дальнейшем оно было продолжено и в 1973 г. результаты были опубликованы в совместной с А. Ф. Семиохиной работе [Крушинский, Семиохина 1973]. В сходном со статьей в «Природе» ключе написана и статья Крушинского «Этология» для Большой медицинской энциклопедии, опубликованная в том же 1969 году [Крушинский 1969a]. В обеих этих статьях Леонид Викторович смело защищает этологическую трактовку импринтинга как не имеющего условно-рефлекторной природы.

Есть все основания утверждать, что осторожность Крушинского в признании истинной спонтанной нервной деятельности может объясняться несчастливой судьбой изучения спонтанной нервной деятельности в истории отечественной физиологии. В 1977 г., когда признание спонтанных процессов в нервной системе уже не было крамолрой, в статье «Некоторые актуальные вопросы биологии развития поведения» он пишет, что представление о спонтанной деятельности нервной системы как основе поведения является принципиальным положением для физиологии и принимается большинством современных исследователей, в том числе этологами» [Крушинский 1977a]. Вряд ли Леонид Викторович, прекрасно знакомый с зарубежной нейрофизиологией и отечественными исследованиями в этой области (например, И. С. Бериташвили и Х. С. Коштоянца), мог в позднем периоде своего творчества внезапно поменять свои взгляды. Сходным образом, долгое время Крушинский был вынужден не использовать термин «элементарная рассудочная деятельность» и вместо него употреблять более безопасный термин «экстраполяционные рефлексy».

Крушинский продолжал пропагандировать этологию и в 1970-е гг. В вышедшем в 1975 г. руководстве «История биологии» была вклю-

чена глава «Этология», написанная Л. В. Крушинским совместно с З. А. Зориной²⁹ [Крушинский 1975]. Здесь рисуется положительный образ этологии без оговорок и компромиссов, которыми вынужденно были отмечены ранние публикации Крушинского об этологии. Подчеркнута ведущая роль Лоренца в создании основ этологии. Отметим, что в этом очерке имя И. П. Павлова упоминается только один раз в связи с одним его экспериментом в контексте истории изучения соотношения в поведении наследственности и изменчивости под влиянием опыта. В 1978 г. в Большой советской энциклопедии была опубликована статья «Этология», также в соавторстве с З. А. Зориной [Крушинский, Зорина 1978].

В 1977 году в журнале «Биология в школе» вышла статья «Этология», написанная Крушинским в соавторстве с дочерью Натальей Леонидовной Крушинской, исследовательницей поведения, которая сочетала в своей работе этологический и физиологический подходы [Крушинский, Крушинская 1977]. Этот увлекательный очерк этологии, во многом сходный по содержанию с предыдущими, написан также исключительно в положительном ключе. Значительная часть этого очерка посвящена этологическим исследованиям коммуникации и социальной жизни животных. Любопытно, что в начале статьи снова, как в более ранних публикациях Крушинского об этологии, говорится, что этологи «исходят из основного положения И. П. Павлова о том, что поведение состоит из комплекса условных и безусловных, инстинктивных реакций», вероятно, чтобы не испугать читателей-учителей. Рассказ об этологическом подходе к физиологическим механизмам поведения без каких-либо критических замечаний завершается следующим фразой:

Таким образом, этологи придают решающее значение в формировании и осуществлении инстинктивных форм поведения врожденной активности нервных центров, а факторам внешней среды отводят роль пусковых механизмов [Там же: 22].

Благодаря усилиям Крушинского у нас вышли переводы фундаментальных руководств по поведению животных, где большое место уделялось этологии, Р. Шовен «Поведение животных» [1972], Р. Хайнд «Поведение животных» [1975], Д. Дьюсбери «Поведение животных» [1981], и полностью этологически ориентированное руководство О. Меннинга «Поведение животных» [1982].

²⁹ При публикации книги фамилия Зориной была снята без ведома Крушинского. Личное сообщение З. А. Зориной.

Леонид Викторович приобщил к распространению этологических знаний своих сотрудников. Зоя Александровна Зорина и Инга Игоревна Полетаева занимались переводом и редактированием упомянутых книг. А в 1983 г. в Издательстве МГУ вышло первое отечественное учебное пособие по этологии «Введение в этологию и генетику поведения», написанное Крушинским в соавторстве с З. А. Зориной, И. И. Полетаевой и Л. Г. Романовой. З. А. Зорина вместе с И. И. Полетаевой продолжили начатое Леонидом Викторовичем дело и после его смерти. В 1999 г. в соавторстве с Ж. И. Резниковой они опубликовали фундаментальное руководство «Основы этологии и генетики поведения».

Л. В. Крушинский много размышлял над соотношением агрессии и других форм поведения в социальной организации животных. После появления книги К. Лоренца «Так называемое зло. К естественной истории агрессии» (1963) [Lorenz 1963] и особенно ее английского перевода под названием «Об агрессии» в 1966 г. [Lorenz 1966] эта тема стала горячей в этологии и в полемике вокруг нее. Лоренц вскоре после выхода в свет этой книги послал ее Крушинскому. В уже упоминавшемся письме Крушинского Лоренцу, от 30 декабря 1966 г., Леонид Викторович затрагивает проблему агрессии:

Теперь о Ваших очень интересных взглядах на агрессию.

Благодаря той шумихе, которая была поднята в широкой прессе, мне хочется самому разобраться в этом вопросе. Поэтому Ваши книги по этому вопросу окажутся крайне полезными мне.

К сожалению, широкая пресса чрезвычайно искажает научные взгляды и значение агрессии в социальных и национальных проблемах³⁰.

В 1970-е гг. появился целый ряд публикаций, в которых Крушинский рассматривает агрессивное поведение животных в самом общем плане [Крушинский 1973; 1974; 1975; 1977; 1986/2009; Крушинский, Крушинская 1977]. Особенно подробно он обсуждает его в своей книге «Биологические основы рассудочной деятельности», первое издание которой вышло в 1977 г., а переработанное и расширенное второе издание — уже после смерти автора в 1986 г. Следует сразу отметить, что Крушинский высоко оценивал вклад К. Лоренца

³⁰ Л. В. Крушинский К. Лоренцу, 30 декабря 1966 г. The Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research. The Konrad Lorenz Archive. Отсканированная копия этого письма любезно предоставлена Tarquin Mittermayr'ом, архивистом Архива Конрада Лоренца.

в понимание роли агрессии у животных и соглашался со многими его положениями. Однако, по его мнению, Лоренц преувеличивает эту роль, считая агрессию ведущим фактором в образовании стабильного сообщества. В отличие от него Леонид Викторович на первое место ставит рассудочную деятельность:

Согласно нашему мнению, важнейшее условие, определяющее усложнение внутригрупповых отношений между членами индивидуализированного объединения животных, — уровень развития их элементарной рассудочной деятельности. Она обуславливает возможность улавливания всех нюансов взаимоотношений, складывающихся в этом сообществе, и обеспечивает взаимопонимание его членов. Только на основе достаточно развитой рассудочной деятельности могут сформироваться такие поведенческие акты, как взаимопомощь и сотрудничество среди позвоночных животных. Таким образом, мы исходим из положения, что не внутривидовая агрессия, которая выполняет ряд важных биологических функций в жизни животных, а уровень развития их элементарной рассудочной деятельности является главным условием, определяющим сложность, многообразие и пластичность отношений в сообществах [Крушинский 1986: 213].

Крушинского отличал целостный, комплексный подход к феномену поведения животных, и он внес вклад в изучение разных его аспектов. В свою очередь, этологи часто характеризуют свою дисциплину именно как такой целостный подход (см., например, [Hess 1962]). Есть еще одна общая с этологией теоретическая сторона в анализе поведения у Крушинского. Так же, как и этологи, он считал, что в целостном поведенческом акте можно выделить его наследственные и приобретенные элементы: «Как ни труден вопрос о расчленении сложного поведенческого акта собаки, в котором переплетаются инстинкты, условные рефлексы и рассудочная деятельность, все же при тщательном объективном наблюдении такое расчленение возможно» [Крушинский 2006: 32—33]. В отличие от этологов американские сравнительные психологи, напротив, утверждали, что такое разделение в принципе невозможно.

Рассматривая, подобно этологам, поведение как интеграцию различных компонентов, Крушинский все больше погружался в изучение разума животных. Однако он исследовал рассудочную деятельность как видоспецифический аспект поведения, это также типично для этологического подхода к интеллекту животных, который, впрочем,

по-настоящему стал развиваться позже, чем у Леонида Викторовича. Увязывание рассудочной деятельности с организацией социальной жизни животных также указывает на родство с этологией. Поражает обилие этологических работ, которые рассматривает Леонид Викторович при обсуждении рассудочной деятельности. И он действительно сам считал эти исследования частью этологии, как это видно из упомянутого выше письма Лоренцу от 30 декабря 1966 г. Сходные мысли Крушинский развивает в письме к своей коллеге Надежде Петровне Моденовой от 6 декабря 1969 г.:

Само эволюционное учение продолжает развиваться. И если в первой половине нашего века наиболее существенные данные были получены в узловых пунктах ее соприкосновения с генетикой, то за последние годы чувствуется совершенно ясная тенденция в том, что наиболее существенные открытия по эволюционному учению намечаются на стыке его с этологией. А так как разумная деятельность, несомненно, одна из существеннейших интегрирующих все поведение деятельностей мозга, то нет никакого сомнения в том, что и здесь должны быть какие-то существеннейшие «узловые пункты» или вернее пункты соприкосновения между эволюционным учением и разумной деятельностью³¹.

Л. В. Крушинский был настоящим натуралистом, и натуралистический подход к поведению также объединяет его с этологией. Хотя он занимался в основном лабораторными экспериментами, Леонид Викторович много времени уделял также наблюдениям за поведением животных в природе, и они подсказывали ему направление лабораторных исследований. В своих научных дневниках Крушинский фиксировал случаи проявления животными интеллекта, которые он наблюдал в естественных условиях. Сохранился один его удивительно интересный дневник, посвященный преимущественно способности животных к экстраполяции³². На прогулке в городе или на природе он проводил неформальные эксперименты. Часто Крушинский использовал такой прием: он перемещался по отношению к животному различным образом и наблюдал, сможет ли животное экстраполировать направление его движения, чтобы избежать с ним встречи. Это мог-

³¹ Л. В. Крушинский Н. П. Моденовой, 6 декабря 1969 г., копия письма любезно предоставлена Н. Л. Крушинской.

³² Крушинский Л. В. Дневник, Семейный архив А. Л. Крушинского. Часть страниц удалена, видимо, самим Л. В. Крушинским. На титульной странице дневника заглавие «Опыты с процессом первичной экстраполяции». Первая запись от 15 августа 1948 г.

ла быть собака, кошка, лошадь, лось, заяц или самые разные птицы, например вороны, грачи, рябчики, чиби́сы, тетерева. Крушинский детально описывал происходившее, рисовал схемы и обычно завершал это выводом, обнаружилась ли экстраполяция. Примером может быть запись от 1 января 1956 г. (рис. 1).

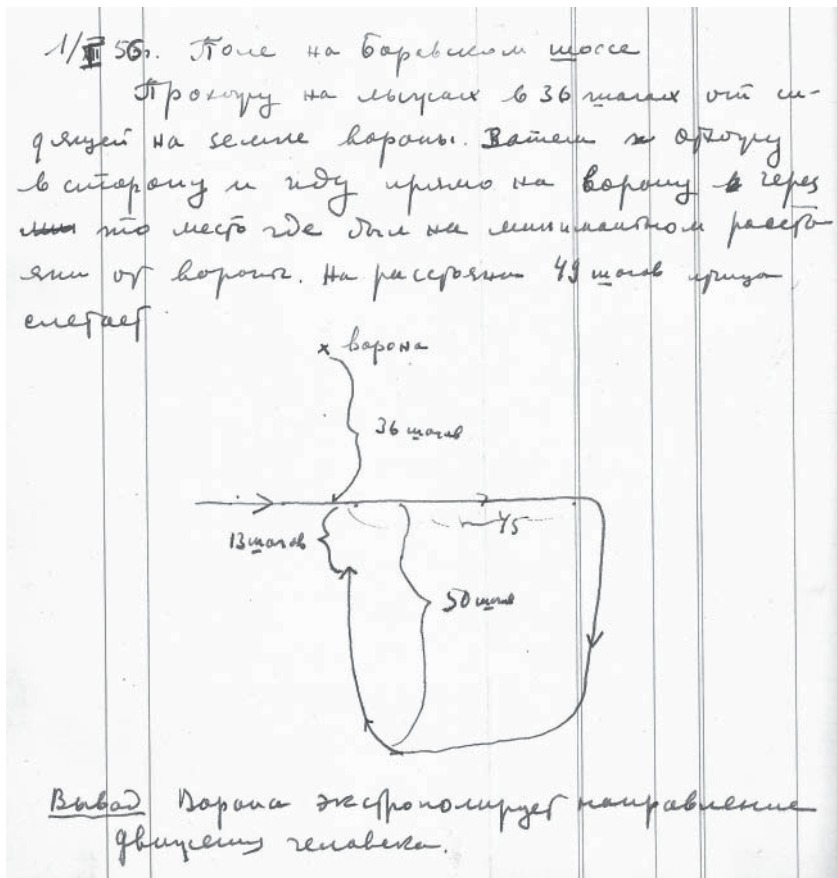


Рис. 1. Дневниковая запись от 1 января 1956 г. Эксперимент на экстраполяцию с вороной в природе. Сделан вывод: «Ворона экстраполирует направление движения человека»

Записаны здесь и другие наблюдения, помимо экстраполяции, которые побуждали его предполагать разумные способности у животных. Однажды зимой (запись от 5 января 1963 г.) он рассматривал следы деятельности белки, которая выкапывала спрятанные ею раньше орехи далеко от кустов орешника.

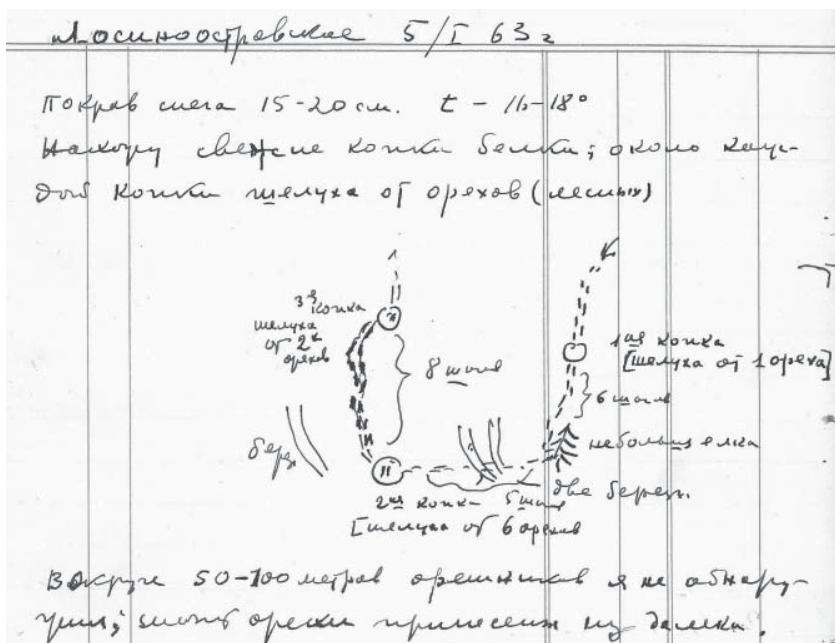


Рис. 2. Дневниковая запись от 5 января 1963 г. Запись наблюдений над поведением белки, искавшей под снегом спрятанные ею ранее орехи

Леонид Викторович обратил внимание, что белка не рыскала, «а довольно четко ходила от одного “склада” к другому» и забирала все орехи. Его поразили способности белки, и он делает смелое предположение:

Вероятнее всего, что белка запомнила места «кладовок», но как она столь точно, при совершенно изменившейся с лета местности, находит места «кладовок»? Очевидно, это пример insight learning: обучение по улавливанию отношений между изменившимися предметами (деревьями) во время сезонных изменений окружающей природы!

В своей последней книге, опубликованной уже после его смерти, он обобщил свой опыт изучения животных в естественной для них среде [Крушинский 2006]. В ней он пишет:

В природе я стараюсь увидеть многообразие и пластичность поведения животных, а в лаборатории мы с сотрудниками изучаем те физиологические механизмы, которые лежат в их основе. Моделями для

воспроизведения в лаборатории служат наблюдения за поведением животных в естественных условиях. Я глубоко убежден, что изучение сложных форм поведения животных в лаборатории возможно только в сочетании с наблюдениями в естественных условиях их обитания или хотя бы в свободном состоянии. Я уверен, что, сидя за письменным или лабораторным столом, невозможно изучить и понять все многообразие сложных форм поведения животных [Крушинский 2006: 22].

Л. В. КРУШИНСКИЙ И ЕГО РОЛЬ В РАЗВИТИИ КИНОЛОГИИ

М. Н. Сотская

Леонид Викторович Крушинский занимает совершенно особое место среди российских ученых, внесших свой вклад в кинологию. Фактически это единственный исследователь, которому удалось столь успешно совместить академическую науку с практикой собаководства. Его работы, посвященные изучению разных аспектов поведения собак, до сих пор не утратили свою актуальность и в последние годы вызывают все больший и больший интерес кинологов всего мира. Несомненно, особая ценность этих работ заключается в том, что Л. В. Крушинский был хорошо знаком с особенностями поведения этих животных и проводимые им эксперименты всегда строил с учетом этих особенностей. Он постоянно держал собак разных пород и был заядлым охотником. Поэтому практически все его экспериментальные работы находят свое подтверждение и в повседневном общении и в работе с собакой. Как писал сам Леонид Викторович в своих воспоминаниях [2006], собаки всегда присутствовали в его жизни. Старшие сотрудники его лаборатории хорошо помнят Далю, очень умного английского сеттера, смерть которой переживали все.

Не касаясь деталей истории кинологии в нашей стране, отметим, что еще в 1920-е годы была создана кинологическая лаборатория, затем преобразованная в Научно-испытательный Кинологический Институт РККА (НИКИ РККА), основной задачей которого была «организация подготовки специалистов и проведение научно-исследовательской и экспериментальной работы в широком масштабе».

В работе этого Института принимал участие и Л. В. Крушинский. Его интерес к нейробиологии в целом и к процессам формирования поведения собак привел его к пониманию важности учета биологической (в том числе и генетической) основы индивидуальных особенностей поведения собак, которые в тот период рассматривали исклю-

чительно с позиций подразделения животных на павловские «типы высшей нервной деятельности».

Было очевидно, что для определения пригодности собаки к тому или другому типу дрессировки (что принципиально важно для целей служебного собаководства) знания по типологии их высшей нервной деятельности играли первостепенную роль.

Как известно, И. П. Павлов ставил целью анализ генетических основ индивидуальных (типологических) особенностей собак и даже сформировал для этой цели специальную лабораторию (см. ниже).

К концу 1930-х гг. Л. В. Крушинский был уже сложившимся нейробиологом с большим опытом работы в области кинологии, в частности, в плане оценки (в том числе экспресс-оценки) особенностей их поведения. Новый этап в развитии служебного собаководства в Советском Союзе наступил с началом Великой Отечественной войны. Служебных собак активно использовали для разных фронтовых нужд, в прифронтовой полосе и в тылу: они были связными, вывозили раненых с поля боя, доставляли боеприпасы, а также подрывали танки. Из-за большой потребности в собаках была организована массовая мобилизация собак для нужд фронта¹. Не прекращалась и научная работа, направленная на выработку новых эффективных приемов дрессировки, которую, в сущности, возглавил Л. В. Крушинский. Подготовка «противотанковых» собак и собак для минно-розыскной службы была в центре его внимания. При этом собак-подрывников обучали сбрасывать взрывчатку перед идущим танком или на железнодорожные пути перед поездом. Конкретные методические приемы, разработанные под руководством Л. В. Крушинского, были исключительно эффективны и по сей день не имеют аналогов в мировой практике. Вот как пишет об этом К. Т. Сулимов [Крушинский 2006]:

Рассказывали, что использование собак для подрыва немецких танков было устрашающе эффективным и в большой степени неожиданным для неприятеля. Нагруженная взрывчаткой собака-камикадзе настолько быстро бежала к танку, что избежать встречи с ней неповоротливый танк практически не мог. Эта, в действительности, «самонаводящаяся ракета» с большой скоростью бросалась под днище танка, и последнему не было спасения. Рассказывают о случаях, когда немцы, услышав собачий лай из наших окопов, меняли тактические планы, не рискуя начинать наступление и подставлять танки под такой удар.

¹ См. также «Записки московского биолога».

Правильный отбор и подготовка собак во фронтовых условиях требовали фундаментальных знаний об их поведении. Л. В. Крушинский руководствовался набором четких критериев для отбора, в число которых входили и упоминавшиеся выше «типологические особенности ВНД» (определявшиеся в полевых условиях упрощенно), и острота обоняния. Собак с сильным типом нервной системы и отсутствием пассивно-оборонительной реакции использовали для обороны против танков. Уравновешенные, выносливые собаки со слабовыраженными оборонительными реакциями обоих типов были незаменимы для ездовой службы по перевозке раненых и боеприпасов. Для работ по розыску мин лучше всего подходили уравновешенные, дисциплинированные, не слишком возбудимые собаки с хорошим чутьем. Применение собак-миноискателей уменьшало риск работы минеров, увеличивало скорость поиска и позволяло в 10—15 раз увеличить диапазон поиска. Велась и разработка фармакологических способов усиления остроты обоняния собак.

ВОСПОМИНАНИЯ КАПИТАНА С.Г. ЕВЛАМПИЕВА О РАБОТЕ СОБАК-ПОДРЫВНИКОВ²

За два дня до наступления наших войск мне дали роту, командир которой погиб, и послали в самое глухое место левого фланга, так, на всякий случай, если вдруг немцы решат нас обойти и рискнут пустить танки через болотистую низину, в которой пехота бы завязла. Вообще-то наших болот они не любили и опасались туда соваться.

Мы прибыли утром, и я решил осмотреть участок вместе с молодым лейтенантом и бывалым ефрейтором — приказ был окопаться. Просторный покатый склон спускался к хилому лесочку, за которым виднелась обширная болотистая низина. Если пойдут танки, им придется лезть вверх, и они покажут нам свое брюхо. К вечеру мы окопались метрах в двухстах от лесочка, гораздо выше его, и поужинали всухомятку, не разжигая огня.

Ранним утром следующего дня была связь с командиром полка. Он сказал, что, по данным авиаразведки, около шестнадцати танков отвернули от общего направления и направились к низине. У наших окопов они должны были появиться часа через четыре. Командир, чему-то усмехнувшись, обещал за это время прислать помощь. Действительно, когда вдалеке послышался едва различимый рокот тан-

² Записано и передано в эту книгу д.б.н. Л. С. Богословской — дочерью автора.

ков, за нами остановился студебеккер, в котором стояли ящики. Из кабины выскочил немолодой лейтенант. «Прибыли пять противотанковых собак, — доложил он. — По моей команде они пробегут через вас и первыми встретят танки, а потом уже вы делаете, что можете! Мы с водителем начнем готовить собак».

Когда танки вошли в лесочек, лейтенант и водитель опустили борт грузовика, пять собак разом перемахнули через окопы и по команде «Лежать!» залегли метрах в тридцати от края лесочка. Все произошло мгновенно, мы успели только заметить, что четыре собаки похожи на немецких овчарок, а одна, рыженькая, вероятно, дворняжка. Как только из лесочка показались танки, лейтенант выстрелил из ракетницы, и собаки помчались к ним. Четыре машины сразу были подорваны, а одна собака, рыженькая, не полезла под «свой» танк, а начала метаться, пугая немцев и отвлекая их внимание — ближайшие к собаке танки начали стрелять по ней из пулеметов. Тут уже ударили мы, сразу подбили два танка, тогда остальные повернули назад.

После скоротечного боя наши бойцы помогли лейтенанту и водителю поймать Рыжика, который весь трясся, и у него непроизвольно дергались передние лапы. Лейтенант снял с него взрывчатку, сказал, что он уже не годится для работы, и к радости солдат отдал его нам.

Студебеккер уехал, а солдаты принялись утешать Рыжика, чем могли — тушенкой, хлебом, сахаром. Но Рыжик ничего не брал, только жадно пил воду и глядел на нас умоляющими и все понимающими глазами. К ночи он прижался к молодому бойцу, который его и поймал. На следующий день нас сняли с позиции, и Рыжик шел рядом с ним. Два дня, пока рота была под моим командованием, он ни на шаг не отходил от нового хозяина, и когда тот ел, ложился рядом и не сводил с него глаз. За мной пришла машина и, сядя в нее, я еще раз поглядел на молоденького бойца, гладившего Рыжика. Бойца звали Николка, и было ему восемнадцать лет. Больше я никогда никого из этой роты не встречал.

Разработанные Л. В. Крушинским экспресс-методы отбора и дрессировки служебных собак для минорозыскной, противотанковой и санитарной служб во время Великой Отечественной войны заслужили высокую оценку Вице-президента АН СССР Л. А. Орбели. В записке командованию Красной Армии от 10 июля 1942 г. Орбели писал:

Для правильной постановки служебного использования собак в Красной Армии существенную роль играет научно обоснованный, целесообразный отбор собак в соответствии с требованиями отдель-

ных видов службы. <...> Надо приветствовать начинание тов. Крушинского, который, исходя из принципов учения Павлова, предложил очень простой и быстрый способ оценки возбудимости собак и силы их нервного процесса и таким образом дал в руки служебных собаководов практический метод отбора. Я думаю, что уже на этой стадии разработки метод Крушинского окажет большую помощь рациональной постановке отбора, и выражаю уверенность, что дальнейшая работа в этом направлении позволит тов. Крушинскому найти еще ряд приемов, при помощи которых, опять-таки в короткое время, можно будет производить более детальный отбор для разных видов и частных форм службы.

К сожалению, эти наработки остаются востребованными и в наше мирное время. Собаки-миноискатели широко применяются и в горячих точках для розыска мин и складов боеприпасов террористов, и для обнаружения взрывных устройств в городах. Обучение животных ведется на основе методик, предложенных в свое время Л. В. Крушинским и его коллегами.

После окончания войны потребность в служебных собаках как для гражданских, так и для армейских целей оставалась большой. При этом перед кинологами стояла задача выведения новых пород, пригодных для использования в суровых климатических условиях. В ходе этой работы Л. В. Крушинский продолжил исследования характера наследования свойств нервной системы собак, начатые еще в 1930-е гг.

Тяжелые для советской науки времена, связанные с полным воцарением лысенковских взглядов и общей политической атмосферой, не могли не оказать отрицательного влияния и на собаководство. Печальную роль сыграли сессия ВАСХНИЛ 1948 г., аналогичная ей по смыслу и содержанию сессия «Главохоты», а также «Павловская» сессия АН СССР и АМН СССР 1950 г. Это нанесло удар и по кинологии, после них были уволены и сосланы многие ведущие кинологи, хорошо владевшие селекционно-генетическими методами.

В послевоенные годы Л. В. Крушинский принял самое активное участие в создании инструкций и наставлений по работе со служебными собаками для работников силовых ведомств. Эти инструкции отличались высоким научным уровнем и доступностью изложения материала. В 1952 г. была издана книга «Служебная собака» (с грифом «для служебного пользования»), написанная серьезным коллективом авторов. Л. В. Крушинский был ее научным редактором и автором предисловия, а также статьи о высшей нервной деятельности собаки. Эта книга, недавно переизданная, до сих пор сохраняет свою

актуальность и продолжает оставаться важным пособием по собаководству³.

В дальнейшем собаководство в Советском Союзе продолжило свое развитие, однако роль науки в этом процессе постепенно снижалась. Сильно сократилось и практическое использование служебных собак. Особенно заметная «девальвация» роли науки в собаководстве началась в годы перестройки. С одной стороны, и количество собак и кинологических клубов увеличилось. С другой — само понятие «кинология» стало означать не науку, а некий вид практической деятельности, связанной с собаками⁴.

Однако в последние годы престиж кинологической службы снова начал расти. Во всех странах мира актуальны совершенствование мер обеспечения безопасности, поиск новых эффективных способов борьбы с преступностью, роль собаки в таких поисках трудно переоценить. Важно отметить, что чувствительность обоняния собаки во много раз выше любых технических устройств, и заменить служебное животное по ряду направлений деятельности в правоохранительных органах пока невозможно. Делается все более очевидной и необходимость разработки методов отбора собак, пригодных для разных видов служебного использования. В этих условиях кинологи снова проявляют интерес к работам Л. В. Крушинского, популярность его работ от года к году растет. В связи с этим следует еще раз сформулировать основной вклад Л. В. Крушинского в науку о поведении, что продемонстрирует актуальность его представлений для современной кинологии. Его исследования по типологическим особенностям собак и их развитию, по их обонянию, по наследованию особенностей поведения, а также по когнитивным способностям собак в разных условиях продолжают лежать в основе современных представлений о поведении этих животных.

ИССЛЕДОВАНИЕ ОБОНЯНИЯ

Исследования Л. В. Крушинского на служебных собаках продолжались и после войны. Совместно с Г. П. Парфеновым, Д. А. Флёр-

³ Крушинский Л. В. и др. Служебная собака. Руководство по подготовке специалистов служебного собаководства. М., 1952. В конце 1990-х годов книга была переиздана «факсимильным» способом. См. также сайт <http://kinlib.ru/books/item/f00/s00/z0000018/index.shtm>

⁴ Кинологами стали называть не ученых, занимающихся исследованиями, а людей, профессии которых связаны с собаководством: вожатых, проводников служебных собак, инструкторов-дрессировщиков. Число разнообразных курсов по подготовке таких кинологов резко выросло.

сом, Ю. И. Шар, А. В. Чуваевым и Н. Я. Волкиндом он разработал научно обоснованный метод оценки остроты обоняния собак, а также и способов ее повышения (для работы собак «по следу» в криминалистике). Некоторые из этих работ проводились в «закрытом» режиме. К таковым относилось изучение возможности использования разнообразных фармакологических препаратов для усиления чутья, изучение обоняния с целью использования собак как биологического индикатора для выявления наличия отравляющих веществ в воздухе и испытания новых моделей противогазов.

Для объективной оценки чутья собак применялась следующая методика. В один из двух одинаковых стоящих рядом ящиков с отверстиями в крышке клали сильно пахнущую пищевую приманку. Собака должна была по запаху выбрать тот ящик, в котором находится пища. Относительное положение ящиков часто меняли, а запах приманки постепенно ослабляли при помощи фильтров с различным количеством слоев материи. Остроту обоняния собаки оценивали по предельному числу слоев материи, через которые она была еще способна улавливать запах приманки. Кроме остроты обоняния, эта методика позволяла оценивать также и «активность поиска» животного. С точки зрения Л. В. Крушинского чутье собаки характеризуется именно совокупностью этих двух в значительной мере самостоятельных свойств. Данный метод давал возможность быстро и достоверно оценивать остроту обоняния собак и прогнозировать успешность использования тестируемых собак в службах, связанных с использованием обоняния. Несмотря на некоторое несовершенство методики, она до сих пор остается единственной, позволяющей количественно оценивать остроту обоняния собак. Позже Л. В. Крушинский и Д. А. Флёсс провели дополнительные эксперименты, которые убедительно показали, что обнаруживаемая в тесте острота обоняния достоверно коррелирует с успешной работой собаки по следу, при розыске мин и с ее работой по «выборке». В экспериментах, проводившихся по предложенной Л. В. Крушинским методике, при измерении остроты чутья оценивали не только количество тканевых прослоек, через которые собака могла обнаружить мясо, но и особенности темперамента животного. Для этого в характеристику активности поиска собакой того или иного запаха в качестве критериев оценки точности выбора помимо оценки пищевой возбудимости были включены также умение животного использовать в данной ситуации свой обонятельный анализатор (тщательность принюхивания), четкое различение ящиков и степень сохранения работоспособности животного на протяжении всего опыта. Исследователь отмечал, что некоторые собаки с повы-

шенной возбудимостью, несмотря на то, что обладали очень хорошим обонянием, не могли четко различать ящики и царапали оба. Оказалось, что именно такие собаки в реальных испытаниях по проработке следа допускали много ошибок, часто теряя пахучий след.

Эксперименты Л. В. Крушинского и соавторов по усилению обоняния собак также могут служить образцом научного подхода к решению и до настоящего времени актуальной проблемы. По мнению В. И. Крутовой [2006] те попытки, которые предпринимают некоторые исследователи сегодня, не выдерживают никакой критики ни по методологическому обоснованию, ни по способам воздействия на собаку, ни по результатам.

ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ОБОРОНИТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ СОБАК

В последние годы жизни И. П. Павлов организовал в Колтушах Лабораторию генетики высшей нервной деятельности, предпосылками создания которой было обнаружение высокого уровня индивидуальной изменчивости в показателях условно-рефлекторной деятельности собак, а также большое значение, которое Павлов придавал естественно-научному методу в целом и генетическому подходу в исследовании поведения в частности. На первых этапах основной задачей лаборатории было изучение наследования типов ВНД у собак. Сначала у собак определяли тип высшей нервной деятельности. О принадлежности животного к холерическому, сангвиническому, флегматическому или меланхолическому типам можно было судить по динамике выработки и переделки условных рефлексов. Это была весьма трудоемкая, многомесячная работа. Для проведения подобного тестирования требовались и длительное время, и большие материальные ресурсы. Следующим этапом было проведение скрещивания между животными со сходными или с разными типами ВНД, и снова — определение типов ВНД у потомков таких скрещиваний.

После смерти И. П. Павлова (в 1936 г.) новый директор Института Экспериментальной Медицины Л. А. Орбели (по рекомендации Н. К. Кольцова) пригласил Л. В. Крушинского в качестве консультанта по генетическим исследованиям. Сначала Леонид Викторович разработал «упрощенный стандарт» определения типов ВНД, однако он тоже был весьма трудоемок, требовал огромного количества времени и поэтому тоже был мало пригоден для применения в практическом собаководстве.

Подход, который предложил Крушинский, отличался от принятого в лаборатории генетики ранее. Он заключался не в выявлении той или иной устойчивой комбинации свойств процессов возбуждения и торможения (т. е. типов ВНД), о которых судили по динамике формирования условных (преимущественно слюнных) рефлексов, а в сравнительной оценке силы «основных нервных процессов» — возбуждения и торможения. Такой подход позволил Крушинскому выявить важность общей возбудимости ЦНС животного в проявлении тех или иных поведенческих реакций⁵.

В то же время, анализируя уже полученный лабораторией огромный экспериментальный материал по наследованию типов ВНД, а также по связи силы нервных процессов с пассивно-оборонительной реакцией собак, Л. В. Крушинский показал, что эти два свойства наследуются в значительной степени независимо, но при этом сильный тип ВНД доминирует над слабым. Он пришел к общему выводу, что «свойства коры головного мозга» обусловлены генотипом, однако картина наследования признаков поведения не может быть сведена к простому монофакториальному наследованию. Позднее, в 1946 г. в статье «Наследственность свойств поведения у животных» он подчеркивал, что различия между животными разных типов ВНД носят количественный характер, и что «трудно провести демаркационную линию между ними». А это, в свою очередь свидетельствует о сложном наследовании особенностей ВНД у собак.

Этот вывод был чрезвычайно важен для дальнейшей разработки учения о типологических особенностях собак и развития теоретических основ собаководства, необходимых для правильного отбора собак, пригодных для того или иного рода деятельности.

Достаточно простым методически и, в то же время, весьма перспективным с точки зрения изучения генетико-физиологических механизмов поведения оказался анализ наследования общего уровня возбудимости животных. Согласно мнению Л. В. Крушинского, адекватным и достаточно надежным показателем общей возбудимости ЦНС может служить уровень двигательной активности собаки.

Весьма наглядный пример характера наследования возбудимости был получен в эксперименте по скрещиванию гиляцких лаек с немецкими овчарками. Гиляцкие лайки — мало возбудимые собаки, не обладающие пассивно-оборонительной реакцией, немецкие овчарки значительно более возбудимы, но также не обнаруживают пассивно-оборонительной реакции. Все их потомки первого поколе-

⁵ См. статью Семиохин в настоящей книге.

ния (25 особей) имели резко выраженную пассивно-оборонительную реакцию, что на первый взгляд показалось неожиданным. Однако Л. В. Крушинский предположил, что у гиляцких лаек существует породная предрасположенность к проявлению пассивно-оборонительной реакции, которая не обнаруживается у них из-за низкого общего уровня возбудимости. Гибриды этих собак с овчарками, унаследовавшие высокую возбудимость последних, наследовали пассивно-оборонительную реакцию от другого родителя. Правильность этого предположения подтверждалась и фармакологическими экспериментами — повышение уровня двигательной активности гиляцких лаек при введении специфических препаратов способствовало проявлению у них четкой пассивно-оборонительной реакции.

К подобным же выводам пришел и ряд зарубежных исследователей на примере собак других пород, а также животных других видов.

Еще одним подтверждением правильности этой мысли были особенности поведения потомков от скрещивания собак с дикими представителями сем. *Canidae* — волками, шакалами, койотами, динго. Л. В. Крушинский изучал поведение гибридов волков с собаками в Московском зоопарке и обнаружил те же закономерности в наследовании оборонительных реакций и возбудимости. Практически у всех таких гибридов не только первого, но и последующих поколений, как правило, проявлялась боязнь новых предметов, ярко выраженная общая трусость, часто в сочетании с повышенной агрессивностью. По данным собаководов-практиков пассивно-оборонительная реакция таких животных выражена сильнее, чем у волков. Эксперименты по скрещиванию собак (пуделей) с волками и с шакалами дали такие же результаты. Данные наблюдений за поведением разных поколений гибридов от скрещиваний собаки и шакала, полученные К. Т. Сулимовым [Бехтин, Сулимов 1985], а также работы Пермского военного института по выведению «волкособов» подтверждают сложность этой генетической системы.

На основе гибридизации собак с волками было выведено несколько пород собак, в том числе чехословацкий влчака, волчья собака Сарлосса, итальянская волчья собака. И хотя волчьи предки этих собак давно вышли за пределы родословной, эти животные характеризуются большой настороженностью и недоверчивостью по отношению к человеку.

Несмотря на четкий характер этих данных и на то, что эти работы, казалось бы, достаточно хорошо известны, тем не менее в настоящее время наблюдается новый пик интереса к выведению новых пород собак путем межпородной метизации и скрещивания с волками.

Можно утверждать, что такого рода работы сопряжены с большими трудностями и риском и допустимы только в стенах серьезных научных учреждений, однако они не имеют особых практических перспектив. В связи с этим мы считаем важным напомнить современным собаководам о работах Л. В. Крушинского в этом направлении.

ФОРМИРОВАНИЕ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

Как упоминалось выше, Л. В. Крушинский уделял большое внимание оборонительному поведению собак. Его кандидатская диссертация (1938 г.) называлась «Проявление и выражение оборонительных реакций у собак». Используя физиологические и генетические методы исследования и разработанную им методику количественной оценки оборонительного поведения, Крушинский оценивал у собак разных пород и их гибридов выраженность двух форм реакций — активно- и пассивно-оборонительной, а также провел анализ роли наследственных и средовых факторов в проявлении каждой из них.

Оборонительные реакции собак (пороги их провокации и частота проявления) анализировались многими авторами. Эти реакции собак изучались и в лаборатории И. П. Павлова. С. Н. Выржиковский и Ф. П. Майоров показали, что воспитание щенков в изоляции от «внешнего мира» приводит к проявлению у них сильно выраженной трусости. Павлов назвал эту трусость «неизжитым рефлексом естественной осторожности». При соприкосновении щенков со всем многообразием внешнего мира происходит, по его мнению, постепенное угасание этого рефлекса. Проявление агрессивности, а точнее ряда агрессивных реакций собаки, и в том числе «хватки», зависит, по данным Л. В. Крушинского [1991], от генотипа животного. Исследуя поведение собак нескольких пород (эрдельтерьеров, немецких овчарок, доберманов, а также беспородных собак), воспитанных либо в условиях питомника, либо частными лицами, автор обнаружил, что хотя условия частичной изоляции, в которых содержат собак в питомнике, т. е. «обедненные условия», и способствовали большей выраженности у них пассивно-оборонительной реакции, межпородные различия по этому признаку были тем не менее достаточно велики. Эксперименты по скрещиваниям показали также, что пассивно- и активно-оборонительные реакции собак наследуются независимо друг от друга. Как уже говорилось выше, проявление этих свойств поведения собаки находится в зависимости от уровня общей возбудимости животного.

Проведенный Л. В. Крушинским анализ формирования оборонительных реакций у собак установил взаимодействие генетических и внешних условий в возникновении данных форм поведения. Огромное значение для их проявления и выражения имеет степень возбудимости животного. Практически полностью затормозить внешнее проявление оборонительных реакций может малая возбудимость животного, зависящая от множества факторов. Так, например, большое влияние на общий уровень возбудимости может оказывать активность эндокринной системы, в частности щитовидной или половых желез [Крушинский 1938]. Большое значение для проявления оборонительных реакций имеет соотношение между самими оборонительными реакциями: резкое развитие одной из реакций (активно- или пассивно-оборонительной) может совершенно подавить проявление другой. Повышенная возбудимость нервной системы, усиливающая оборонительные реакции, способствует и усилению антагонизма между ними.

Таким образом, изоляция собаки от внешнего мира (сильное воздействие, влияющее на возникновение оборонительного поведения) тесно взаимодействует с наследственными факторами, которые могут способствовать (в большей или меньшей степени) развитию у животного трусости или активно-оборонительного поведения (злобности). Очевидно, что наследственная обусловленность и влияние неблагоприятных условий содержания тесно переплетаются друг с другом, что затрудняет выявление четкой границы между «наследственной» и «не-наследственной» пассивно-оборонительными реакциями. У собаки одного генотипа возникновение данной реакции поведения (например, пассивно-оборонительной) может происходить очень легко даже при свободном воспитании. В этом случае можно говорить о «наследственной» пассивно-оборонительной реакции. С другой стороны, у другой собаки пассивно-оборонительную реакцию можно вызвать только исключительно неблагоприятными условиями содержания.

Вопрос о формировании оборонительных реакций — один из важнейших для собаководства, поскольку для воспитания служебной собаки часто бывает необходимо «искоренить» у нее пассивно-оборонительную реакцию и, наоборот, развить нужную для ряда служб активно-оборонительную. Как показывают работы Л. В. Крушинского, это может быть достигнуто двумя путями. Для искоренения пассивно-оборонительной реакции необходимо, чтобы щенок рос в как можно более обогащенной среде. Но одновременно должна проводиться тщательная работа с полным исключением собак с пассивно-оборонительной реакцией из числа производителей.

Получение собак с хорошо выраженной активно-оборонительной реакцией может быть достигнуто в основном путем их правильного воспитания. Для проявления и выражения этой поведенческой реакции также необходимо общение собаки с многообразием внешнего мира. При этом Л. В. Крушинский считал, что подавляющее большинство исследованных особей служебных собак различных пород (немецкие овчарки, доберман-пинчеры, эрдельтерьеры) с рождения обладают этим признаком в совершенно достаточной степени и не нуждаются в дополнительной селекции. Основное усилие должно быть направлено только на правильное воспитание собаки с данной реакцией поведения. Дополнительная селекция по данному признаку может привести к нежелательным результатам. В породах собак, для которых злобность не типична, особей с выраженной активно-оборонительной реакцией необходимо выбраковывать [Крушинский 1938].

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНОГО

Весьма актуальными для собаководов продолжают оставаться работы Л. В. Крушинского о принципах формирования поведения животных. Им была выдвинута концепция о биологических формах поведения животных. На примере оборонительной реакции собак он изучил целостные акты поведения, формирующиеся при различном соотношении условных и безусловных рефлексов. Эти целостные акты направлены на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления дает одинаковый конечный результат. Для определения таких актов поведения Леонид Викторович ввел понятие «унитарной реакции». Согласно его определению, унитарные реакции представляют собой «сплав» врожденных и приобретенных реакций поведения, соотношение которых в каждом случае детерминировано не строго. Безусловно-рефлекторный компонент⁶ унитарной реакции отражает результат видового приспособления предшествующих поколений к условиям обитания данного вида; условно-рефлекторный — обеспечивает необходимую пластичность, благодаря которой животное приспосабливается к конкретным условиям существования. Теснейшее переплетение этих компонентов делает унитарные реакции высоко-адаптивными единицами поведения, отвечающими как тре-

⁶ Сегодня правильнее было бы сказать — инстинктивный.

бованиям среды, в которой обитает животное, так и историческому опыту предшествующих поколений. Отдельные унитарные реакции интегрируются в комплексы, которые Л. В. Крушинский называл биологическими формами поведения, наиболее общими из них являются пищевая, оборонительная и половая.

Л. В. Крушинский проанализировал пути формирования унитарных реакций и показал их роль в эволюции поведения. Эти исследования легли в основу его докторской диссертации на тему «Анализ формирования поведения в онтогенезе», которую он защитил в 1947 г.⁷

РАССУДОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Весьма актуальны для собаководства и работы Л. В. Крушинского по изучению рассудочной деятельности животных. Как ни парадоксально, но люди, работающие с собаками, далеко не всегда обращают внимание на сложность их психики. Зачастую практические дрессировщики воспринимают собаку как некий автомат и работают с ними строго по устоявшемуся шаблону, не обращая внимания на индивидуальность животных. В результате, собаки, успешно выполняющие все нормативы на дрессировочной площадке, оказываются мало пригодными к практической работе.

Действительно, во многих случаях от собаки требуется (и ее активно готовят по соответствующей программе) либо безукоризненное послушание, либо просто проявление агрессии. Развитие этих качеств специальными методами не учитывает наличия у этих животных элементарного мышления.

В то же время, при использовании собак в ряде служб от них требуется проявление определенной самостоятельности и принятия экстренных решений. Это, например, работа лайки или борзой, пастушья деятельность, розыскная и спасательная работа и т. п.

Оценка рассудочной деятельности собак, проявивших выдающиеся рабочие качества на службах, требующих от них самостоятельной работы, по тесту «способность к экстраполяции направления пищевого раздражителя» показала прямую корреляцию результатов решения теста и успешности в работе⁸. К большому сожалению, в связи со

⁷ Эта концепция подробно изложена в первой монографии Л. В. Крушинского «Формирование поведения животных в норме и патологии», 50-летию которой посвящается настоящая книга.

⁸ В начале 70-х годов в экспериментах по изучению способности к экстраполяции, проведенных Л. Н. Молодкиной и М. Н. Сотской, было использовано несколько собак К. Т. Сулимова (метисов лаек с фокстерьерами — 4—5 собак), использовавшихся

смертью Л. В. Крушинского эта работа осталась незавершенной и не была опубликована⁹.

Оценивая поведение собак, Леонид Викторович отмечал, что их высокоразвитая рассудочная деятельность может проявляться в самых разных ситуациях и в разных формах. Сводить ее только к тем проявлениям, которые можно оценить при помощи лабораторных тестов, например, способности к экстраполяции, способности к оперированию эмпирической размерностью фигур или сложной дифференцировке раздражителей, было бы неправильно.

Работ, специально посвященных рассудочной деятельности собак, Л. В. Крушинским написано не было, их элементарное мышление он рассматривал в основном в сравнительном плане. Поэтому для собаководов интерес представляют общие работы, посвященные этой проблеме, и прежде всего монография Л. В. Крушинского «Биологические основы рассудочной деятельности» [1977б; 1986/2009].

в работе по розыску пахучих веществ и проявивших хорошие рабочие качества. Эти собаки показали также и весьма высокий уровень способности к экстраполяции при предъявлении им максимально усложненного варианта данного теста.

⁹ В начале 80-х годов А. В. Шубкиной и Е. Н. Мычко был проведен ряд экспериментов по изучению способности к оперированию эмпирической размерностью фигур с собаками разных пород. При этом была отмечена тенденция к лучшему решению задач у нескольких собак породы западно-сибирская лайка (4 собаки) и борзых разных пород (хортые, русские псовые — примерно 8—10 собак).

Раздел 2

Сравнительные исследования рассудочной деятельности ЖИВОТНЫХ

ВКЛАД Л. В. КРУШИНСКОГО В ИЗУЧЕНИЕ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ПТИЦ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЭТОЙ ПРОБЛЕМЫ*

З. А. Зорина, Т. А. Обозова

Изучение когнитивных способностей птиц занимало особое место в работах Леонида Викторовича Крушинского. Именно птицы были одним из основных объектов на самых ранних этапах его сравнительных исследований рассудочной деятельности животных. И на протяжении всей его жизни развитие представлений об элементарном мышлении животных, все новые подходы, аспекты и методики неизменно опробовались не только на млекопитающих, но и на птицах. Наиболее важным объектом экспериментов с первых шагов были врановые птицы. Он одним из первых продемонстрировал наличие элементов мышления у врановых и их отсутствие у голубей, проанализировал их морфофизиологические основы, обосновал необходимость комплексного изучения полного спектра их когнитивных способностей. Еще в 1970-е гг. он сформулировал гипотезу о том, что в процессе параллельного и независимого развития в филогенезе птицы и млекопитающие достигают сходных уровней рассудочной деятельности.

Цель настоящей статьи — продемонстрировать вклад Л. В. Крушинского в изучение когнитивных способностей птиц, показать, как он в своих работах предвосхитил многие из современных представлений об их мозге и высших когнитивных функциях. Будет представлен краткий очерк современных взглядов на строение мозга и высшие когнитивные способности птиц, которые получены на основе сравнительного подхода и с применением разнообразных методик. Будет показано, как в современных работах нашли подтверждение многие факты, впервые полученные в работах лаборатории Леонида Викторовича в 1970—1980-е гг.

* Переработанный и дополненный вариант статьи: Зорина З. А., Обозова Т. А. Новое о мозге и когнитивных способностях птиц // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 7. С. 784—802.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ОРГАНИЗАЦИИ МОЗГА ПТИЦ

Свои исследования рассудочной деятельности Л. В. Крушинский начинал в середине 1950-х гг. с экспериментов на птицах, в тот период, когда психические возможности этого класса традиционно недооценивали из-за специфики строения их мозга. Как известно, мозг птиц лишен шестислойной новой коры, и это заставляло большинство авторов считать мозг птиц примитивной структурой, не приспособленной для осуществления высших когнитивных функций, которые выполняет новая кора млекопитающих (например, [Elliot-Smith 1901]). Их поведение рассматривали преимущественно как результат наличия инстинктивных программ, дополняемых в ограниченной мере способностью к обучению, не придавая значения известным уже в то время фактам высокой адаптивности поведения птиц (включая проявления незаурядной «сообразительности»). Это противоречие преодолевалось постепенно и было устранено лишь на рубеже XX и XXI вв.

Леонид Викторович никогда не разделял этого заблуждения. Он всегда придерживался представления, что «сам факт отсутствия у птиц новой коры еще не говорит о том, что их мозг, построенный по иному принципу, чем мозг млекопитающих, не может быть морфологической основой для весьма пластичного и биологически целесообразного поведения» [Крушинский 2006: 167]. В своих работах уже в 1960—1970-е гг. он отмечал факты, которые привели к пересмотру традиционных представлений о структуре и функциях мозга птиц, не позволяя рассматривать его просто как «разросшийся стриатум» млекопитающих. Он ссылаясь как на классические, так и на современные ему данные о том, что наряду с ядрами, гомологичными стриатуму млекопитающих, у птиц имеются филогенетически молодые образования, не похожие ни на одну из структур мозга млекопитающих, но по своим связям и функциям аналогичные различным зонам коры больших полушарий. Морфологи относили их также к стриатуму, в связи с чем они получили название нео- и гиперстриатума, которые, в свою очередь, подразделялись на ряд ядер или полей.

Л. В. Крушинский внимательно следил также за нейрофизиологическими исследованиями функций этих структур. Большой вклад в понимание функциональной анатомии мозга птиц внесли электрофизиологические исследования, которые проводились под руководством профессора В. И. Гусельникова [1965] на кафедре ВНД в 1960—1970-е гг. В этих работах было показано, что несмотря на осо-

бую макро- и микроструктуру в мозге птиц имеются все основные системы получения, проведения и переработки сенсорной информации (см. обзоры [Крушинский 1977а,б; 1986/2009; Зорина и др. 2006]). По принципам работы и функциональным возможностям эти системы не отличаются от имеющихся у млекопитающих.

Доказательства функциональной аналогии ядер нео- и гиперстриатума и новой коры были получены также в работах Х. Картена [Karten 1969]. В результате изучения проекционных связей в мозге совы и голубя он установил аналогии ряда проводящих путей мозга птиц и млекопитающих и выявил в нео- и гиперстриатуме птиц проекционные зоны зрительного и слухового анализаторов. По его мнению, основное различие между гиперстриатумом птиц и новой корой млекопитающих заключается не в свойствах отдельных нейронов или нейронных популяций, а в способах их пространственного распределения, что выражается в отсутствии у птиц шестислойной коры. Это представление получило развитие и подтверждение и в его более поздних работах [Karten 1991].

Х. Картен отметил, что Wulst (дорсальное возвышение, образованное четырьмя ядрами Hyperstriatum) и зрительная область коры млекопитающих имеют одинаковую функцию и определенное сходство в строении, и их связи с другими структурами также сходны. Учитывая предварительные данные о том, что эти структуры имеют общее происхождение в эмбриогенезе, он высказал предположение, что они отвечают определению гомологичных органов. При этом он указывал, что для окончательного решения этого вопроса необходимы более тонкий сравнительный анализ строения, состава и свойств соответствующих нейронных популяций обеих структур, а также дальнейшее сопоставление их афферентных и эфферентных связей.

Исследование клеточного состава гипер- и неостриатума (на срезах, окрашенных по методу Гольджи) также способствовало пересмотру классических представлений. Оно выявило наличие высокоспециализированных звездчатых нейронов, образование разнообразных нейроглиальных комплексов (сходных по степени сложности с корковыми модулями млекопитающих) и присутствие мощных афферентных и эфферентных проекционных систем связей. Все это, по мнению ряда авторов [Андреева, Обухов 1999; Обухов 1999], также позволяло проводить прямое сравнение этих структур с паллиальными формациями неокортекса млекопитающих.

Наряду с этими морфологическими данными некоторые другие работы того периода свидетельствовали, что функции этих структур действительно аналогичны различным зонам новой коры млекопита-

ющих. В частности, Л. В. Крушинский организовал в своей лаборатории изучение структуры и функций Wulst. Эти опыты показали, что, несмотря на ядерный тип цитоархитектоники, многие его функции совпадают с функциями префронтальной области коры млекопитающих. Например, по нашим данным [Зорина, Федотова 1981] удаление Wulst у ворон нарушало способность к экстраполяции, так же как и разрушение префронтальной области коры собак [Адрианов и др. 1987].

Леонид Викторович внимательно следил за этими немногочисленными данными, сопоставляя их с результатами своих исследований рассудочной деятельности птиц, которые будут изложены ниже. Участвовавшие в этой работе коллеги Н. П. Попова, Л. С. Богословская, Е. Л. Крушинская, В. Н. Мац на основе анализа классической литературы по морфологии мозга птиц описали зависимость между уровнем структурно-функциональной организации мозга и способностью к экстраполяции. В конце 1960-х гг. Л. П. Доброхотова (1971, 1977, 1978, 1981 *цит. по*: [Крушинский 1977/2009]) проводила сравнительный анализ тонкой структуры нейронов ворон и голубей и выявила превосходство врановых. В 1970-е гг. все эти данные Леонид Викторович обобщил в монографии «Биологические основы рассудочной деятельности» [1977б; 1986/2009], а также в обзорных статьях [Крушинский и др. 1982б; 1985а]. Он одним из первых отечественных исследователей привлек внимание к особенностям морфофизиологии мозга птиц, а также к корреляции между рядом показателей развития мозга (относительный вес мозга, степень развития гиперстриатума, сложность строения нейронов) и способностью вида к рассудочной деятельности.

На этом основании он высказал предположение о параллелизме в эволюции рассудочной деятельности и мозга птиц и млекопитающих, перекликавшееся с классическими представлениями Д. П. Филатова и А. А. Заварзина, а также Богословской и Полякова [1981]. В 2000-е гг. такую же гипотезу высказали (независимо от Л. В. Крушинского) и продолжают развивать британские исследователи Эмери и Клэйтон [Emery et al. 2004; Emery, Clayton 2005; Emery 2006; Clayton, Emery 2009]; см. ниже. В настоящее время это представление рассматривается как общепринятое [Timmermans et al. 2000; Ricklefs 2004; Seed et al. 2009].

Благодаря подобным работам, представление о функциональной аналогии коры млекопитающих и высших отделов стриатума птиц постепенно получало все более широкое распространение. В 1990-е гг. изучение нейроморфологии мозга птиц обогатилось иммуногистохимическими методами, которые позволяли оценивать активность разных отделов мозга и функциональные связи между

ними. Сравнение уровня экспрессии ранних генов не только уточнило функции ряда образований, но также выявило участие в этих процессах некоторых ранее не идентифицированных образований мозга птиц (базальное ядро Майнерта, ядро диагональной полоски Брока и др.). Исследования эмбриогенеза мозга птиц подтвердили некогда высказанное Хаффельфингером [Haefelfinger 1958] представление о том, что гипер- и неостриатум в мозге птиц имеют тот же источник и пути формирования в эмбриогенезе, что и кора млекопитающих. Необходимо отметить, что Л. В. Крушинский знал эти ранние работы и приводил их в своей монографии еще в 1977 г.

В настоящее время гипотеза о том, что данные структуры являются не только функциональными аналогами, но и прямыми гомологами новой коры, получила окончательное подтверждение. Этому способствовали исследования, проведенные большой группой морфологов, нейрогенетиков и нейробиологов (более 15 авторов, в том числе, A. Reiner, D. Perkel, L. Bruce, A. Butler, O. Gütürkün, E. Jarvis и др.), которые составили «The Avian Brain Nomenclature Consortium» [Jarvis et al. 2005; Reiner et al. 2004; 2005]. Их предложения стали предметом конструктивного обсуждения на Avian Brain Nomenclature Forum (Duke University, USA, 2002) и были утверждены в 2004 г. на Avian Brain Meeting в Вене. После этого номенклатура названий структур мозга птиц была упорядочена. Согласно проекту «Forum 2004» переименован ряд структур, например, Hyperstiatum в Hyperpallium, Neostriatum в Nidopallium, Ectostriatum в Entopallial nucleus и т. д. (см. [Зорина и др. 2006]). Названия подкорковых ядер приведены в точное соответствие с номенклатурой подкорковых ядер млекопитающих, например Paleostriatum primitivum переименован в Globus Pallidus, точным гомологом которого он является [Reiner et al. 2004; 2005; Зорина и др. 2006].

Таким образом, представление о примитивности строения мозга птиц к настоящему времени окончательно отвергнуто. Благодаря этому данные о сложности и пластичности поведения многих птиц и наличии у них некоторых высших проявлений интеллекта получили убедительное объяснение, а априорная недооценка свойств поведения и психики птиц уступила место объективным исследованиям — выявлению наиболее сложных когнитивных способностей и их сопоставлению с высшими млекопитающими.

Ранее казавшиеся необъяснимыми данные о сложности и пластичности поведения многих птиц и наличии у них некоторых высших проявлений интеллекта на самом деле имеют четкую структурно-функциональную основу. Это способствует преодолению противоречия между

априорной недооценкой свойств поведения и психики и их реальными характеристиками. Вот как резюмировал эту ситуацию Райнер, один из создателей новой номенклатуры мозга птиц:

Подобно тому, как изучение галапагосских выюров способствовало Дарвину в создании его теории эволюции путем естественного отбора, исследование мозга птиц способствовало пересмотру представлений об эволюции мозга и о субстрате высших когнитивных функций. Если раньше считали, что птицы обладают примитивным мозгом и потому их поведение ограничивается инстинктами, то теперь ясно, что их мозг хорошо развит. И хотя он представляется весьма отличным от мозга млекопитающих, он может выполнять когнитивные функции, которые делают некоторые виды птиц соперниками приматов [Reiner 2009: 23].

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРОЕНИЯ МОЗГА ПТИЦ И КРИТЕРИИ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ МОЗГА В ФИЛОГЕНЕЗЕ

Класс птиц весьма обширен и разнообразен по своему составу, и разные виды находятся на разных уровнях филогенетического развития. Их мозг имеет разные уровни организации, начиная от самой древней и архаичной (голубе- и курообразные) и кончая наиболее прогрессивно развитой у филогенетически молодых видов (врановые, совы, попугаи). Как известно, развитие мозга в процессе филогенеза происходило за счет совершенствования целого ряда показателей [Богословская, Поляков 1981; Андреева, Обухов 1999; Обухов 1999; Воронов 2003; Stingelin 1958; Rehkämper et al. 1991; 2001]. К ним относятся, в частности: увеличение относительного веса мозга [Ricklefs 2004; Nealen, Ricklefs 2001; Isler, Schaik 2009] и относительного объема больших полушарий [Portmann 1946; 1947]; совершенствование и увеличение относительной площади филогенетически молодых структур переднего мозга (неопаллиум согласно новой номенклатуре — [Rehkämper et al. 2001]); усложнение цитоархитектоники; увеличение численности нейроглиальных комплексов [Андреева, Обухов 1999; Обухов 1999; Воронов 2003]; увеличение плотности нейронов и т. д.

Соответственно, мозг современных видов птиц характеризуется разными уровнями морфофизиологического развития, однако системные сравнительные исследования остаются пока делом будущего. Все указанные параметры полностью изучены и сопоставлены

только у врановых и голубеобразных, причем установлено, что первые превосходят последних по всем показателям. Мозг подавляющего большинства остальных видов птиц до сих пор практически не исследован. Для некоторых видов получены только отдельные характеристики, но в силу своей фрагментарности [Воронов 2003; Воронов и др. 2007] они мало способствуют созданию единой картины развития мозга в пределах класса птиц, которую можно было бы сопоставлять с развитием у них когнитивных способностей.

ПОЛУШАРНЫЙ ИНДЕКС ПОРТМАНА И УРОВНИ РАЗВИТИЯ МОЗГА ПТИЦ

Для сравнительной характеристики уровня сложности мозга птиц разных видов Л. В. Крушинский еще в 1960-е гг. стал использовать полушарный индекс Портмана [Portmann 1946; 1947]. Этот индекс представляет собой отношение веса больших полушарий к весу ствола мозга птицы из отряда курообразных, которая имеет такой же вес тела, как и исследуемая. Тем самым исключается (или минимизируется) влияние различий в весе тела, хотя вопрос о возможной зависимости от этого фактора требует дополнительной проверки.

Произведенный Портманом подсчет этого показателя у 829 представителей 219 видов, относящихся к 23 отрядам, показал, что минимальные значения характерны для самых эволюционно древних видов (в том числе у кур и голубей он составляет 3—4, обозначим это как «низший» уровень развития), а максимальные — для видов, возникших в процессе эволюции позднее (попугаи до 28; врановые до 18; совы до 17 — «высший» уровень). Таким образом, у древних видов этот индекс в 5—6 раз ниже показателей птиц, относящихся к филогенетически более молодым группам. У остальных видов этот индекс имеет промежуточные значения. Предполагалось, что индекс Портмана может отражать прогрессивные изменения в структуре мозга, которые происходили в классе птиц в процессе эволюции.

В 1950-е гг. В. Штингелин [Stingelin 1958] высказал предположение, что относительный объем филогенетически молодых структур неопаллиума (по старой терминологии гипер- и неостриатум) и степень их дифференциации закономерно увеличиваются в процессе эволюции и коррелируют с величиной индекса Портмана. Однако, как отмечал уже в те годы Крушинский [1977], это представление Штингелина было скорее гипотезой и не имело достаточной экспериментальной основы. К настоящему времени эта гипотеза получила некоторые,

хотя и немногочисленные экспериментальные доказательства. Так, по данным Г. Рекампера с соавт. [Rehkämper et al. 1991; 2001], относительный размер филогенетически молодых отделов мозга врановых (*Hyperpallium ventrale*) достоверно и существенно выше, чем у курообразных. Тиммерманс с соавт. [Timmermans et al. 2000] использовали эти данные Г. Рекампера, а также аналогичные подсчеты, сделанные для 26 видов воробьиных в работе Р. Буар [Boire 1989]. Они пришли к выводу, что этот показатель более четко отражает общий уровень развития мозга, чем другие, и коррелирует с уровнем инноваций в пищеводобывательном поведении.

Что касается цитоархитектоники переднего мозга птиц, то можно отметить, что по данным Д. К. Обухова [1999] и Л. Н. Воронова [2003] врановые значительно превосходят голубей по числу клеточных элементов в нейроглиальных комплексах (до 25 у ворон и не более 10 у голубей), что совпадает с «высшим» и «низшим» уровнями по А. Портману. В работах Л. Н. Воронова и др. [2007] выявлены виды с максимальными значениями площади профильного поля нейроглиальных комплексов и наибольшим разнообразием типов нейронов. В работе Н. В. Репиной [2010], изучавшей межполушарную асимметрию мозга птиц разных видов, выявлено превосходство левого полушария мозга птиц по ряду показателей, которое было достоверно и существенно сильнее выражено у врановых, чем у голубей и кур.

Иными словами, значения индекса Портмана достаточно хорошо коррелируют с другими показателями уровня развития мозга, известными для этих видов. По-видимому, на этот показатель можно ориентироваться при выяснении вопроса о связи уровня развития мозга с теми или иными сторонами поведения, экологии, когнитивных способностей и т. п. у разных групп птиц, по возможности учитывая и наличие других показателей.

Следует отметить, что Портман [Portmann 1946; 1947] опубликовал все первичные данные, на основе которых он вычислял полушарный индекс (масса полушарий, масса ствола, масса мозга и тела и т. д.). В 1990—2010-е гг. ряд авторов использовал эти данные для собственных расчетов дополнительных параметров развития мозга и выявления корреляций с разными аспектами биологии птиц (например, [Timmermans et al. 2000; Burish et al. 2004]).

Из многочисленных работ такого плана упомянем работы Айслер и Шейк [Isler, Schaik 2009], которые выявили зависимость между особенностями жизненного цикла развития (жизненной стратегии — *life-history*) и отношением масса мозга/масса тела. Буриш и др. [Burish et al. 2004] обнаружили такую же корреляцию этого показате-

ля с характером социальной структуры и специфики игр у значительного числа видов птиц. Р. Риклефс [Ricklefs 2004] рассматривал связи между жизненным циклом развития, когнитивными способностями птиц, характером игр, социальной организации и т. п. и относительным размером мозга. При оценке этого параметра он в значительной мере опирался на опубликованные Портманом данные его измерений [Nealen, Ricklefs 2001].

Данные, приводимые ниже в разделе «Общая характеристика когнитивных способностей птиц», также свидетельствуют о том, что существует корреляция между «высшим» и «низшим» уровнями организации мозга, условно оцененными на основании полушарного индекса, и уровнем развития когнитивных способностей птиц.

Чтобы понять, насколько надежна такая корреляция и можно ли прогнозировать уровень развития когнитивных способностей вида, исходя из значения полушарного индекса (в сочетании с другими характеристиками, например, относительным объемом отделов неопаллиума), необходимо исследовать большее число видов с разными значениями этого показателя. Как уже отмечалось, практически нет данных о когнитивной деятельности птиц, обладающих средними значениями полушарного индекса и занимающих промежуточное положение между представителями «высшего» и «низшего» уровня. Первые такие попытки предпринял Л. В. Крушинский еще в 1960-е гг. Совместно с Л. Н. Молодкиной и студентами (О. К. Арцеулова, А. В. Боровик и др.) он исследовал способность к экстраполяции у нескольких видов хищных птиц и у аистов (индекс Портмана 8,24—9,78 и 7,91—14,22 соответственно). Опыты были проведены на небольшом числе особей, но было установлено, что птицы обеих этих групп практически не способны к решению этого теста.

Для более полной сравнительной характеристики когнитивных способностей класса птиц необходимо расширить спектр сравниваемых объектов и исследовать не только птиц с высшими и низшими (как врановые и голуби), но и с промежуточными характеристиками развития мозга.

НОВЫЕ ОБЪЕКТЫ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ПТИЦ С РАЗНЫМИ УРОВНЯМИ РАЗВИТИЯ МОЗГА

Для оценки когнитивных способностей птиц с разными уровнями развития мозга мы выбрали представителей некоторых видов, ранее практически не использованных в лабораторных исследова-

ниях. К ним относятся представители воробьинообразных — лазоревки (*Parus caeruleus*) и клесты-еловики (*Loxia curvirostra*), которые имеют «средние» значения полушарного индекса (8—9), что в 2 раза превышает «низшие» показатели (у голубей) и в 2 раза меньше максимальных значений (у врановых и попугаев). Ранее когнитивные способности клестов не были исследованы, а у синиц изучали только пространственную память и способность к обучению [Clayton, Krebs 1994], но не более сложные когнитивные функции.

Лазоревки и клесты-еловики различны по своей биологии [Мальчевский, Пукинский 1983]. Каждый вид характеризуется некоторыми особенностями образа жизни, которые отличают их от ранее изученных видов. Для клестов характерно узко специализированное кормовое поведение — в природе они питаются только семенами ели, хотя и используют при этом весьма разнообразные кормовые методы. У клестов число таких методов равно 35, тогда как у голубей — 11, а у серой вороны — 75 [Резанов 2000].

В отличие от клестов, синицы-лазоревки относятся к группе собирателей-извлекателей [Мальчевский, Пукинский 1983]. Они употребляют в пищу самые разнообразные корма: насекомых, пауков, реже семена и ягоды, легко переключаясь с одного на другие источники кормов и демонстрируя активное поисковое поведение [Резанов 2000].

Работа с дикими птицами потребовала применения особых методических подходов. Чтобы не травмировать малоприрученных птиц, их оставляли между опытами в экспериментальных клетках, в тестах на подтягивание приманки нити располагали с учетом манипуляторно-локомоторных особенностей вида (горизонтально или вертикально); пищевую приманку выбирали в соответствии с пищевой специализацией вида.

Расширение диапазона исследуемых видов представляется актуальным и для двух ранее тестированных групп птиц («низший» и «высший» уровни развития мозга). С этой целью мы использовали еще один новый объект — серокрылую чайку (*Larus glaucescens*), которая имеет столь же низкий полушарный индекс, как и голуби, но отличается от них более пластичным поведением [Зеленская 2003], во многом напоминающим поведение врановых. Важно отметить также, что голуби и чайки относятся к разным отрядам и не связаны близким родством. Благодаря отмеченным особенностям, сходство в уровне когнитивных способностей (если оно будет обнаружено) можно будет объяснить сходством уровня развития мозга, а не какими-то другими факторами (Подробнее см. статью Т. А. Обозовой в этой книге).

Еще один способ проверить, насколько закономерна связь между когнитивными способностями группы видов птиц и уровнем организации мозга — сравнение способностей птиц, обладающих высоко-развитым мозгом, но относящихся к разным линиям филогенетического развития. Высокими значениями индекса Портмана (в среднем 16) и мощным развитием филогенетически молодых структур неопаллиума характеризуются не только врановые, но и представители еще двух отрядов (попугаи и совы), причем эти структуры расположены в пределах полушарий совершенно по-разному — у врановых — фронтально, у попугаев — каудально [Stingelin 1958]. Ниже будет показано, как использование этих видов способствовало уточнению и обогащению сравнительной характеристики класса птиц.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ПТИЦ

Как уже упоминалось, согласно полушарному индексу Портмана и другим морфологическим показателям, голуби обладают наиболее архаичным и примитивным мозгом. Тем не менее, долгое время они оставались практически единственным модельным объектом для изучения ВНД птиц в работах психологов и физиологов. Первоначально у птиц изучали почти исключительно механизмы ассоциативного (условно-рефлекторного) обучения и памяти. Полученные на голубях данные переносили на весь класс птиц, и эта тенденция еще продолжает существовать [Comparative cognition 2006]. Такой подход был вполне правомерен, пока речь шла об изучении условно-рефлекторной деятельности, показатели которой действительно не различаются у разных видов как млекопитающих, так и птиц.

Постепенно наряду с характеристиками условно-рефлекторной деятельности стали появляться данные о когнитивной (познавательной) деятельности птиц, т. е. о процессах, основанных на формировании психических образов, или внутренних представлений о предметах и явлениях в окружающей среде, накоплении «знаний» (cognition) об их свойствах, извлечении этих знаний из образной памяти и оперировании ими для принятия решений. Наиболее интенсивно исследовали поведение, связанное с формированием пространственных представлений, в том числе и у птиц (spatial cognition; см. обзор: [Плескачева 2008; Pleskacheva 2009]). Наряду с этим, по мере утверждения представлений о наличии мышления у антропоидов, а затем и у других млекопитающих, вопрос о наличии зачатков мышления у

птиц и о мере сходства наиболее сложных форм ВНД птиц и млекопитающих постепенно привлекает все большее внимание. В дополнение к этому в начале XXI в. объектом изучения становится столь сложная психическая функция птиц как сознание [Heinrich, Bugnyar 2007; Prior et al. 2008; Emery et al. 2004; Clayton, Emery 2009], зачатки которой к тому времени были обнаружены только у антропоидов.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КОГНИТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ В XX В.

Перелом в представлениях о примитивности психики птиц произошел благодаря расширению рамок сравнительного подхода, и Леонид Викторович был одним из первых, кто пошел по этому пути. Как уже упоминалось выше, в целях создания более репрезентативной характеристики этого класса ряд авторов начал исследовать не только голубей, но и его более высокоорганизованных представителей — птиц из филогенетически молодых семейств с высокими значениями полушарного индекса — врановых [Крушинский 1977а; 2009; Koehler 1956; Kamil et al. 1973], а в конце 1970-х гг. — попугаев [Pepperberg 1981; 2002; 2009].

Первым подтверждением правомерности такого подхода послужили проведенные еще в 1930-е гг. работы О. Келера [Koehler 1956]. Благодаря его опытам впервые было экспериментально доказано наличие у птиц способности к базовой операции мышления — к обобщению и даже формированию довербальных понятий («thinking without words»). Важно отметить, что он впервые четко показал, что голуби в этом отношении принципиально отставали от врановых и попугаев. К настоящему времени эти данные получили многочисленные подтверждения [Kamil 1985; Wilson et al. 1985а; 1985b; Mackintosh 2000; Зорина, Смирнова 2008; 2011; Смирнова и др. 1998; 2002; Смирнова 2011].

НАЧАЛО ИЗУЧЕНИЯ РАССУДОЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ В ЛАБОРАТОРИИ Л. В. КРУШИНСКОГО

Предположение о наличии у животных зачатков мышления появилось у Леонида Викторовича в результате его систематических наблюдений за поведением животных (в том числе врановых птиц) в природе. Эти наблюдения он обобщил в книге «Записки московского биолога. Загадки поведения животных» [Крушинский 2006]. В этой

книге рассказано о том, как многолетние наблюдения за поведением охотничьих собак натолкнули его на мысль, что помимо инстинктов и способности к обучению у них могут существовать и более сложные психические способности. Важнейшую роль сыграли неоднократно отмеченные им эпизоды, когда собаки добивались цели, прогнозируя направление и траекторию движения добычи после того, как она скрывалась из поля зрения. Леонид Викторович назвал эту ментальную операцию «экстраполяцией» и расценил ее как показатель наличия у животных зачатков мышления.

Возможность экспериментально проверить эти наблюдения и предположения появилась в конце 1950-х гг. Параллельно с основной работой в организованной им лаборатории патофизиологии (подробнее см. [Семиохина 2006] и статья в этой книге) он вместе с Л. Н. Молодкиной, Д. А. Флэссом и студентами начал моделировать в лаборатории те проблемные ситуации, в которых животные в природе на его глазах с первого же раза находили правильное решение. Так возник сначала «опыт с коридором», а затем и «опыт с ширмой», получивший наиболее широкую известность как универсальная методика для сравнительной оценки уровня рассудочной деятельности животных. В 1958 г. появились две первые публикации, а в 1960 г. — первая монография «Формирование поведения животных в норме и в патологии». В этой книге он дал определение рассудочной деятельности и впервые показал различия в ее выраженности у разных животных. Особенно подробно это было сделано в отношении птиц, у которых способность к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения, была оценена с помощью различных методик. Благодаря этому было убедительно показано, что врановые по способности к ее решению разительно превосходят голубей и близки к хищным млекопитающим.

Эти данные оказались созвучными уже упомянутым выше результатам О. Келера [Koehler 1956], который еще в конце 1930-х гг. выявил глубокие различия в способности к обобщению и образованию довербальных понятий у этих двух групп птиц.

В 1962 г. международный оргкомитет по празднованию 60-летия К. Лоренца предложил Л. В. Крушинскому, единственному ученому из нашей страны, принять участие в этом событии. Этому способствовали его многолетние контакты и с самим К. Лоренцом, и с Н. Тинбергеном, и с некоторыми другими зарубежными коллегами (см. статью Е. А. Гороховской в этой книге). К сожалению, Леонид Викторович не смог принять это предложение, но его доклад на конференции предложил зачитать Н. Тинберген. А в 1963 г. в

номере журнала *Zeitschrift für Tierpsychologie*, посвященном этому юбилею, была опубликована совместная статья Л. В. Крушинского, В. М. Светухиной, Л. Н. Молодкиной, Н. П. Поповой и В. Н. Мац «Сравнительное физиолого-морфологическое изучение сложных форм поведения у птиц».

Редактированием статьи занимался О. Келер. Его очень заинтересовали результаты работ Леонида Викторовича, тесно перекликавшиеся с его собственными. О. Келер высоко оценил его данные о различиях между голубями и врановыми и отметил, насколько результаты их работ дополняют друг друга¹. Об этом он написал в письме от 25 мая 1963 г.:

Меня очень обрадовало то, что Вы подробно обсуждаете моих птиц, я посчитал целесообразным изменить здесь совсем немного. Эти вещи действительно стопроцентно сравнимы. Во-первых, в наших опытах по так называемому счету речь идет отнюдь не только о способности к обучению, но и о том, что птицы спонтанно применяют выученное правило в новых ситуациях, не нуждаясь в дополнительном обучении. Они это делают так же успешно, как Ваши птицы, которые использовали то, что они уже знали до начала опыта <...> в новой ситуации, с которой они столкнулись впервые. Попугай жако, особенно в опытах Лёглера, выполнял такое изобилие подобных перестроек и переносов, каких никогда не выполняло ни одно из наших экспериментальных животных, но и мои вороны, галки и попугаи амазоны далеко превосходили голубей, и это совершенно точно сопоставимо с Вашими результатами.

Анализируя поведение животных при решении этого теста, Л. В. Крушинский пришел к выводу, что животные решают его благодаря тому, что мысленно оперируют рядом представлений², которые он называл «эмпирическими законами» движения и неисчезаемости объектов. Благодаря этому они мысленно восстанавливают траекторию движения исчезнувшего корма на скрытом участке и экстраполируют, в каком месте его нужно искать.

¹ Приводимые ниже факты стали известны благодаря изучению архива Леонида Викторовича, которое проводит Е. А. Гороховская ([2006], см. также статью в настоящей монографии). Приносим ей сердечную благодарность за возможность использовать эти данные.

² Леонид Викторович мало использовал термин «представление», стараясь оперировать физиологическими понятиями. Однако психологи (например, Ладыгина-Котс) особо оценили его опыты именно как подтверждение наличия когнитивных процессов у животных.

В середине 1970-х гг. Л. В. Крушинский расширил диапазон экспериментальных методов. Он разработал еще один тест для изучения рассудочной деятельности животных — задачу на оперирование эмпирической размерностью фигур (ОЭРФ), которая также появилась благодаря наблюдениям за поведением собак. В процессе игры с собакой, заинтересованной в апортировке предмета, он обнаружил, что она не обращает внимания на плащ, который он бросал ей, но активно бежит за ним, если ей дали понять, что в этот плащ вне ее поля зрения спрятали игрушку. Для решения этой задачи необходимо понимать, что объемная приманка может быть спрятана только в объемную, но не в плоскую фигуру

В конце 1970-х гг. мы предъявили задачу на ОЭРФ врановым птицам³. Оказалось, что этот более сложный когнитивный тест (недоступный хищным млекопитающим), врановые решают почти так же успешно, как макаки-резусы и дельфины. Тем самым впервые было выявлено превосходство врановых над хищными млекопитающими. Такое же соотношение между указанными группами обнаружил А. Кэймил [Kamil 1985], а в 1990-е гг. оно было подтверждено при исследовании операций обобщения и абстрагирования ([Зорина, Смирнова 2011] и статья в этой книге).

Сравнительный анализ результатов решения задачи на ОЭРФ животными разных видов привел Леонида Викторовича к важным теоретическим заключениям. Он высказал предположение, что эволюция рассудочной деятельности шла в направлении увеличения числа эмпирических законов, которыми животное может оперировать — чем больше эмпирических законов они улавливают и решают основанных на них задач, тем выше уровень развития рассудочной деятельности. Отсюда вытекала необходимость комплексного изучения рассудочной деятельности, что и стало ведущим методическим подходом в работах лаборатории после кончины Л. В. Крушинского и совпадает с общей тенденцией в развитии методологии когнитивных исследований.

Особое значение имели данные о степени развития рассудочной деятельности врановых птиц, которая достигает более высокого уровня, чем у хищных млекопитающих. Это говорило не только о параллелизме в эволюции когнитивных способностей животных разных линий филогенеза, но и о достижении сходно высокого уровня развития у представителей млекопитающих и врановых.

Кратко упомянутые нами результаты изучения врановых в лаборатории Л. В. Крушинского получали подтверждение и в немного-

³ Большая часть опытов была выполнена на серых воронах, а также на грачах и на нескольких (2–3) галках, сороках и сойках [Крушинский и др. 1979].

численных в тот период зарубежных исследованиях этих птиц, которые очень медленно начинали приобретать статус лабораторных объектов.

Важный вклад в сравнительную характеристику когнитивных способностей птиц внесли работы американского психолога А. Кэймила (см. [Kamil 1985; Yoerg, Kamil 1991]). Еще в 1970-е гг. он (практически первым из американских ученых) сделал врановых объектом своих исследований и показал, что по формированию установки на обучение они оставляют голубей далеко позади. При сопоставлении с млекопитающими выяснилось, что врановые по поведению в этом тесте превосходят кошек и ближе всего соответствуют уровню низших приматов. Благодаря комбинации нескольких методик А. Кэймил установил, что сходство исследуемой когнитивной функции у врановых и приматов не ограничивается количественными показателями, но в его основе лежит сходная стратегия («win-stay — loose-shift»), которая оказалась недоступной для хищных млекопитающих. Важно отметить, что уже в 1970-е гг. он применял комплексный подход к тестированию когнитивных способностей животных.

Не менее важную роль сыграли работы американского исследователя Б. Хейнриха. В течение ряда лет он исследовал поведение воронов в штате Мэн и описал ранее не известные способы группировки молодых птиц (так называемые «банды»), обеспечивающие им не только доступ к пище, но также упрочение социального статуса и «помолвки». В процессе своих многолетних наблюдений за поведением воронов в природе [Хейнрих 1994; Heinrich 1999; 2000] этот автор пришел к выводу об «уме» этих птиц. Описывая ряд проявлений разума воронов, Хейнрих определяет его как способность к «сознательной предусмотрительности и сообразительности» [Хейнрих 1994: 96] и приходит к выводу, что «ворон обладает редким для птиц осознанием последствий как собственных действий, так и вероятных действий своих партнеров или конкурентов» [Там же: 101]. Последний вывод был особенно важен в то время (в 1970—1980-е гг.), когда исследования этих свойств отражающих зачатки сознания у животных, только начинались и они были обнаружены только у антропоидов [Gallup 1970; 1982]. В 1990-е гг. он изучал поведение воронов в неволе и описал их способность к «инсайту» при добывании удаленной приманки с помощью орудия [Heinrich 1999; 2000].

В 2000-е гг. Б. Хейнрих обратился к исследованию одной из наиболее сложных и спорных когнитивных способностей животных, обнаруженной в тот период только у человекообразных обезьян, — к выявлению их способности к оценке знаний и намерений партнеров

(«модель психического» [Сергиенко и др. 2009] или «theory of mind» [Premack, Woodruff 1978]). Он одним из первых показал, что такой способностью обладают вороны [Багнаяр, Хейнрих 2007; Emery et al. 2004; Heinrich, Bugnyar 2007]. Дэйли с соавторами подтвердили эти данные в опытах на других врановых [Clayton, Emery 2009; Raby et al. 2007].

Важно отметить, что Леонид Викторович еще в 1960-е гг. высказал гипотезу о наличии у животных способности поставить себя на место «другого», «наделять своими понятиями особей как своего, так и чужого вида» ([Крушинский 1968: 13], см. также Зорина, Смирнова в этой книге).

Расширение этологических исследований поведения врановых в природной среде также способствовало анализу их когнитивных способностей. В 1970-е гг. впервые было описано, как новокаледонская ворона (*Corvus moneduloides*) с помощью палочки доставала насекомых из-под коры деревьев [Orenstein 1972]. Этот факт был расценен как проявление индивидуальной сообразительности. Однако позднее, в 1990-е гг. благодаря систематическим наблюдениям этологов [Hunt 1996; Hunt et al. 2006] выяснилось, что это поведение — не уникальное достижение отдельных особей, а присущая всему виду способность изготавливать из различных природных материалов орудия разной формы и с их помощью добывать пропитание. Предполагалось, что оно поддерживается в популяции благодаря культурной преемственности, однако в настоящее время установлено, что оно имеет и определенную степень генетической обусловленности, поскольку может проявляться и у птиц, воспитанных в изоляции от сородичей [Kenward et al. 2006].

В 2000-е гг. в Великобритании появилось 2 группы специалистов, которые активно и многосторонне изучают когнитивные способности врановых. Первая группа (Behavioural Ecology Research Group, Department of Zoology, University of Oxford) заявила о себе в 2002 г., когда они впервые [Weir et al. 2002] зарегистрировали у новокаледонской вороны спонтанное изготовление орудия — крючка — в совершенно новой ситуации в условиях неволи. В настоящее время группа продолжает исследовать орудийное поведение птиц этого вида [Weir et al. 2004; Weir, Kacelnik 2006; Bluff et al. 2007]. Благодаря их экспериментам установлено, что орудийные действия новокаледонских ворон могут иметь разные механизмы и степень генетической обусловленности. В природе это видоспецифическое врожденное поведение, которое дополняется за счет обучения в раннем онтогенезе. Наряду с этим они обладают способностью решать совершенно другие новые для них задачи, например, изготавливать орудие нужной формы (крю-

чок) из проволоки, что не имело ничего общего с применяемым в природе обкусыванием веточек или листьев пандануса. Наконец, они проявили способность без предварительной подготовки совершать цепь подготовительных действий — по очереди использовать разные орудия для добывания трудно доступной приманки (подробнее см. Зорина, Смирнова в этой монографии).

Вторую британскую группу возглавляют N. Clayton (Department of Experimental Psychology at the University of Cambridge and Clare College) и N. J. Emery (Royal Society University Research Fellow (Gatsby Research Fellow)), которые интенсивно исследуют несколько видов врановых, используя разнообразные методики. В сферу их интересов входит изучение пространственной и эпизодической памяти врановых, орудийной деятельности разных видов с использованием разных моделей, а также изучение способности учитывать знания и намерения партнеров («theory of mind») у калифорнийской сойки [Dally et al. 2005; 2006; Emery et al. 2004; Clayton, Emery 2009]. На базе своих исследований эти авторы сформулировали гипотезу о конвергентной эволюции когнитивных способностей млекопитающих и птиц [Emery 2006; Emery, Clayton 2005]. Как уже упоминалось выше, она близка к гипотезе Крушинского [1977], которую он высказал еще в 1970-е гг.

Важный вклад в сравнительную характеристику когнитивных способностей птиц внесла американский психолог Пепперберг [Pepperberg 1981; 2002; 2009]. В течение почти 40 лет (с 1978 г. и по настоящее время) она работает с попугаем жако по кличке Алекс, а также и с другими представителями этого вида (*Psittacus erithacus*). Благодаря ее исследованиям к настоящему времени впервые получена всесторонняя характеристика когнитивных способностей попугаев (серых жако), спектр которых совпадает с описанным у врановых. Особый интерес представляют данные об их способности к символизации — адекватному употреблению слов человеческого языка для обозначения действий, предметов, их числа, цвета, формы, величины и т. д., а также для общения с экспериментатором («Я хочу...», «Извини», «Нет», «Иди сюда», «Произноси четче», «Спокойной ночи» и т. п.).

На основании перечисленных работ последовательно подтверждались первоначальные данные о широком спектре когнитивных способностей врановых и попугаев и об их превосходстве над голубями и курами [Zorina 1997]. Особенно важно, что становились все более очевидными «преимущества» их когнитивных возможностей по сравнению с хищными млекопитающими и обнаруживались черты сходства с приматами по следующим показателям: решение элемен-

тарных логических задач (по Л. В. Крушинскому); обучение в радиальном лабиринте (spatial cognition, см. [Плескачева 2008]); спонтанное применение и изготовление орудий («инсайт» по W. Kohler); формирование установки на обучение (по Н. Harlow); обобщение относительных и отвлеченных признаков на уровне довербальных понятий («больше, чем», «сходство», и т. п.); способность к символизации; транзитивное умозаключение; умозаключение по аналогии.

Рассмотрим подробнее некоторые важнейшие направления этих исследований.

ИССЛЕДОВАНИЯ ОРУДИЙНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ

в 2000-е гг.

Как известно, один из классических подходов к изучению мышления животных — анализ способности к экстренному решению задач на употребление орудий — посторонних предметов — для добычания видимой, но недоступной приманки. Такая способность долгое время рассматривалась как эксклюзивная особенность поведения и психики человекообразных обезьян, недоступная даже низшим приматам, не говоря о других млекопитающих ([Келер 1930; Ладыгина-Котс 1959; Фирсов 1972; 1987; Parker, Gibson 1977; McGrew 1987; 2004] и др.). Тем не менее, как ни странно это может показаться на первый взгляд, довольно многочисленные случаи использования орудий обнаружались у птиц. Речь идет не о проявлениях врожденного поведения, свойственного всему виду, как это имеет место у дарвиновых выюрков, но о спонтанном изготовлении и применении орудий («инсайт») в неволе воронами, сойками и грачами в совершенно новых для птицы обстоятельствах. Подчеркнем, что у этих видов врановых (в отличие от *Corvus moneduloides*) использование орудий не входит во врожденную программу поведения. Так, по наблюдениям Кэймила [Jones, Kamil 1973] сойка (*Cyanocitta cristata*), лишенная перед экспериментом пищи, оторвала и согнула пополам полоску газеты, которой она, как палкой, стала подгребать поближе валявшиеся за клеткой и недоступные остатки корма. В других экспериментах [Powell, Kelly 1975] американская ворона (*Corvus brachyrhynchos*), которую научили палочкой нажимать на кнопку в камере Скиннера через закрывающую ее решетку, применила более эффективный способ — стала просовывать палочку через щель между экраном и стенкой камеры, что позволяло ей легче и чаще воздействовать на кнопку. По наблюдениям Райда [Reid 1982] грачи (*Corvus frugilegus*) в жаркую погоду за-

тыкали пробкой отверстие в полу вольеры, чтобы не дать стечь воде, остающейся после уборки, и искупаться в образовавшейся луже. В настоящее время описаны и другие примеры использования орудий грачами в лабораторных условиях [Bird, Emery 2009]. Ряд наблюдений об использовании врановыми орудий приводил в своей книге К. Э. Фабри [1980].

Выше описаны эпизоды спонтанного употребления орудий, когда исследователям повезло оказаться их свидетелями и зафиксировать. В настоящее время предпринимаются попытки исследовать орудийную деятельность птиц системно, создавая ситуации, требующие применения орудий, и предлагая их разным видам. При этом возникает ряд вопросов: Могут ли птицы решать такие задачи экстренно, на основе мысленного анализа ситуации («инсайт»), а не за счет обучения, даже самого короткого, в ходе самого эксперимента? Различается ли в эксперименте поведение видов, применяющих и не применяющих орудия в естественных условиях, т. е. насколько наличие генетической предрасположенности (как у новокаледонских ворон) способствует употреблению орудий в новой ситуации? Каков психофизиологический механизм этого поведения, можно ли свести его только к реализации ранее полученного опыта или в его основе лежит создание нового решения на основе анализа ситуации и экстренного формирования мысленного плана действий?

Начало этим исследованиям положили наблюдения британских психологов [Weir et al. 2002; Chappell, Kacelnik 2004] за орудийной деятельностью новокаледонской вороны в лабораторных условиях. Одна из особенностей орудийной деятельности этого вида в природе — использование «крючков», изготовленных из веток, наряду со «штыками» и палочками. Этот факт привлек особое внимание, поскольку в антропогенезе подобное орудие появляется на достаточно поздних этапах. Чтобы проверить, до какой степени птицы оценивают свойства такого орудия, вороне по кличке Бетти предлагали добывать ведро с приманкой со дна прозрачного вертикального цилиндра. Рядом с цилиндром выкладывали несколько палочек разной длины и толщины, а также крючок. Оказалось, что, несмотря на новую обстановку, не имеющую ничего общего с природными условиями добывания корма, птица с первого же раза безошибочно выбирала крючок и ловко подцепляла с его помощью ведро с приманкой. Однако настоящая сенсация произошла, когда Бетти не обнаружила крючка среди предложенных ей заготовок. В течение нескольких секунд она пыталась подцепить ручку ведра прямым куском проволоки, а затем отскочила в сторону и начала «тыкать» ею в угол поддона. Про-

волока слегка изогнулась, и с ее помощью птица добыла приманку в совершенно новых условиях, потратив на все не более минуты.

Через некоторое время эту ситуацию воссоздали и повторили несколько раз. Оказалось, что каждый раз Бетти изготавливала крючок, причем делала это, по крайней мере, тремя разными способами — она заклинивала конец проволоки в какую-то щель (отверстие), а другой конец тянула на себя или отгибала разными способами. Интересно отметить, что на одном из видеофрагментов можно видеть, как Бетти, уже изогнувшая заготовку в виде крючка, на минуту задерживается около основания цилиндра с приманкой и делает какое-то движение, стоя спиной к камере. В следующий раз она изготовила крючок еще быстрее. Похоже, что она повторила именно то движение, которое она наметила во время предыдущего опыта [Chappell, Kacelnik 2004; Weir et al. 2002; 2004; Weir, Kacelnik 2006]⁴.

Чтобы проверить, насколько целенаправленны эти действия Бетти, насколько точно она мысленно представляет необходимое ей орудие, ей предлагали по-разному изогнутые крючки-заготовки, которые по своим размерам и конфигурации не входили в трубку и не годились для достижения цели. Оказалось, что и в этих случаях Бетти доводила их до нужной формы и размеров [Weir, Kacelnik 2006].

Анализ поведения этой птицы позволил авторам высказать предположение, что, по-видимому, у нее существует «мысленный образ» необходимого орудия, которое она может изготавливать разными способами [Weir et al. 2004]. Напомним, что именно такова основа орудийных действий у шимпанзе [Ладыгина-Котс 1959; Фирсов, Чиженов 2004]. Следует отметить, что этим сходство действий врановых и антропоидов не ограничивается. Показано также, что одна из особенностей орудийного поведения антропоидов — возможность так называемой «двухфазной деятельности» — способность выполнить одну или несколько подготовительных операций, прежде чем достать целевой объект с помощью орудия. Впервые описанные в классической работе Келера [1930], эти факты послужили основанием считать их проявлением высшей стадии эволюции психики животных — стадии интеллекта [Леонтьев 1959]. Такая многостадийная деятельность на основе мысленного плана довольно типична для орудийных действий шимпанзе как в условиях неволи [Келер 1930; Фирсов 2007], так и в природных условиях [McGrew 1987; 2004].

Следующий этап анализа орудийной деятельности птиц — это проверка их способности последовательно использовать разные

⁴ Поскольку во время экспериментов постоянно велась видеорегистрация, в Интернете имеются протоколы всех описанных эпизодов.

орудия для достижения недоступной приманки. Тэйлор с соавт. [Taylor et al. 2009; 2010] проводили опыты на 7 новокаледонских воронах (*Corvus moneduloides*). Приманка находилась у дальней стенки небольшого контейнера, передняя стенка которого была зарешечена. Недалеко от него располагали еще один похожий контейнер, в центре которого лежала довольно длинная палочка. Наконец, с присады свешивался шнур, к которому была привязана небольшая палочка, недостаточно длинная, чтобы дотянуться до приманки. Оказалось, что пять из семи птиц с первого же раза решили эту задачу, в которой для добывания приманки требовалось последовательно объединить «в единую деятельность» три независимых операции и использовать три разных орудия. Сначала нужно было с помощью веревки подтянуть к себе (1) и освободить короткую палочку (2), этой палочкой достать из контейнера более длинное орудие (3) и применить его, чтобы вытащить приманку из второго контейнера. Авторы квалифицировали это поведение как проявление способности к выявлению аналогий и к экстренному планированию действий (causal reasoning).

Аналогичное поведение продемонстрировали новокаледонские вороны в опытах, проведенных в Оксфорде [Wimpenny et al. 2009]. Птицам предлагали несколько задач, которые требовали применения трех орудий (субъект должен был использовать одно орудие, чтобы извлечь второе орудие, затем с помощью второго извлечь третье и, наконец, с помощью третьего достать пищу). Задачи разной сложности предъявляли в случайном порядке, а не по возрастанию и использовали несколько контролей, чтобы проверить, насколько целенаправленно птицы извлекают орудия. Условия теста и предшествующий тестам опыт птиц варьировали.

В эксперименте птицам демонстрировали пять прозрачных трубок, в одной из которых находилась недоступная приманка, а в других — палочки разной длины и разной степени доступности (на разных расстояниях от края трубок). Все пять птиц, осмотрев трубки, по очереди добывали одно орудие с помощью другого и, в конце концов, с помощью третьей, самой длинной палочки доставали приманку. Четыре птицы сделали это с первого же предъявления, а затем решали такую задачу и повторно. Авторы подчеркивают, что «успешные» птицы практически не совершали слепых поисковых движений, и их поведение выглядело целенаправленным. Тем не менее, в трактовке своих результатов авторы придерживаются «правила экономии» (канон К. Л. Моргана). В отличие от авторов цитированной выше работы они не утверждают, что решение основано на применении аналогий

и планирования действий (causal reasoning), подобных человеческим, хотя с нашей точки зрения, поведение птиц в этих условиях явно основано на экстренном анализе текущей ситуации и составлении плана операций, т. е. отвечает критериям разумного.

В 2000-е гг. появились многочисленные данные о выдающихся инновационных способностях и интенсивной исследовательской и манипуляционной деятельности представителя еще одной группы высших птиц [Auersperg et al. 2009; 2012]. Новозеландские попугаи кеа (*Nestor notabilis*) в условиях эксперимента применяют орудия в разнообразных ситуациях. Опыты Губера и Гиулы [Huber, Gyula 2006] показали, что кеа, как и новокаледонские вороны, могут последовательно употреблять разные орудия для достижения цели, т. е. планируют серию последовательных операций. (Видео: <http://smotri.com/video/view/?id=v110196307e2>).

Таким образом, подобно антропоидам, врановые и попугаи могут:

- использовать орудия при первом же предъявлении задачи;
- употреблять разные орудия для решения одной и той же задачи;
- применять и изготавливать одно и то же орудие разными способами;
- последовательно использовать несколько орудий для достижения цели.

Это позволяет предполагать, что в основе экстренного решения орудийных задач у высших птиц лежат такие же механизмы, как и у высших млекопитающих. Напомним, что спонтанное изготовление орудий в новой ситуации совершенно не свойственно другим видам птиц и хищным млекопитающим, а из приматов к нему способны только антропоиды [Зорина и др. 2007; Bluff et al. 2007].

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОТООРУДИЙНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ

Современные исследования орудийной деятельности не ограничиваются констатацией фактов, но направлены на анализ того, действительно ли животные понимают причинно-следственные связи между компонентами задачи или используют какие-то более простые стратегии. Для этой цели применяются упрощенные варианты орудийных задач — мы предлагаем называть их протоорудийными, так же как называют ситуации, где «орудием» служит субстрат, например, твердый грунт и камни для разбивания раковин и орехов [Parker, Gibson 1977].

Для широких сравнительных исследований классические орудийные задачи (требующие манипуляций палками, сооружения пирамид из ящиков, тушения огня и т. п.) не пригодны, поскольку манипуляционные возможности у большинства животных-неприматов ограничены. Ввиду этого используются задачи, в которых орудие, легко доступное для манипулирования, заранее соединено с приманкой. Такие задачи более просты не только для манипулирования, но и для выбора правильного решения [Vancatova 1984], т. к. в этой ситуации животному не требуется мысленно совмещать орудие и приманку. Одна из распространенных задач этого типа — задача на подтягивание приманки с помощью прикрепленной к ней нити (string-pulling test). Иногда ее рассматривают как способ оценки способности животных улавливать причинно-следственные отношения [Heinrich 1995; 2000]. Мы предлагали такую задачу врановым разных видов, а также клестам и лазоревкам — птицам, характеризующимся не столь высоким, как у врановых, а «средним» уровнем развития мозга (индекс Портмана 9). Кроме того, мы предъявляли всем этим птицам комплекс задач, в которых варьировали взаимное расположение нескольких нитей, а также одной или двух приманок. Для получения приманки в таких случаях необходимо точно отследить, какая именно из нитей с ней связана⁵.

Наши опыты показали, что с первого же раза подтягивать приманку, прикрепленную к единственной нити, могут оба изученных вида врановых — и вороны, и серые вороны. В наших экспериментах вороны выполняли этот тест хуже, чем в опытах Хейнриха [Heinrich, Bugnyar 2007]. Это свидетельствует о большой индивидуальной изменчивости способностей птиц, которая отмечена и в способности к решению других когнитивных тестов [Зорина и др. 2007]. Клесты и лазоревки решают этот тест, даже если приманка подвязана не к единственной, а к одной из четырех нитей. В опыте, где приманка была прикреплена к одной из двух «наклонных» нитей и при этом находилась напротив начала «пустой» нити, с задачей справились представители всех изученных видов. Однако успешность решения этой задачи лазоревками и клестами могла быть обусловлена не пониманием связи между приманкой и данной нитью, а более простым механизмом. При решении этой задачи в силу своих анатомических особенностей птицы свешивались с присады и тянулись к приманке.

⁵ В опытах с клестами и лазоревками (а также в опыте с одной нитью на врановых) нити прикрепляются к жердочке-присаде и расположены вертикально, в опытах с воронами нити и приманку располагали в горизонтальной плоскости и отгораживали от птицы прозрачным экраном, который помещали над началом нитей.

Достать ее они не могли, но их клюв оказывался ближе к «правильной» нити. Следовательно, успешное решение этого теста птицами могло быть основано на подтягивании ближайшей к ним нити, а не на понимании ее функциональной роли. В пользу такого предположения говорит и тот факт, что у единственного клеста, который не пытался свешиваться с присады, а подтягивал нить, захватывая ее рядом с местом прикрепления, доля правильных выборов в этой задаче не превышала случайного уровня.

Задачу 4, в которой приманка была прикреплена к одной из двух перекрещенных нитей, так что она также оказывалась напротив начала «пустой» нити, не решила ни одна из птиц всех видов. Повидимому, эта задача представляет для них какую-то дополнительную (возможно, чисто перцептивную) сложность, т. к. с ней справляются только некоторые попугаи.

О различиях в поведении птиц с «высшим» и «средним» уровнем развития мозга говорят и результаты предъявления задачи 5, в которой две приманки были прикреплены к двум нитям, из которых лишь одна была целой, а вторая имела разрыв. Оказалось, что ее решили только воробьи (шесть птиц из восьми). Доля правильных решений у лазоревок и клестов не превышала случайного уровня: они одинаково часто выбирали нить, соединенную с приманкой, и нить, не связанную с ней.

Таким образом, улавливать логическую структуру сложных вариантов подобных задач (точно отслеживать связь между нитью и приманкой) могут только птицы с «высшим» уровнем развития мозга — врановые, а также попугаи — гиацинтовые ара и ара Леара [Schuck-Paim et al. 2009] и кеа [Auersperg et al. 2009]. Птицы других изученных видов выбирают нить, которую они ошибочно воспринимают как более близкую к приманке.

Ряд авторов трактует успешное решение таких задач как свидетельство выявления и понимания ими причинно-следственных связей между компонентами задачи. Сочетание сравнительного метода и применения комплекса разноплановых тестов позволило показать, что сама по себе способность подтянуть приманку за нить еще не свидетельствует о понимании *структуры* задачи и функциональной роли нитей, так что внешне сходное поведение птиц может иметь совершенно разные механизмы.

Проводимые в настоящее время исследования орудийной и про-тоорудийной деятельности птиц могут служить примером эффективности сочетания сравнительного подхода и применения комплекса тестов.

СПОСОБНОСТЬ ПТИЦ К ОБОБЩЕНИЮ, АБСТРАГИРОВАНИЮ И СИМВОЛИЗАЦИИ

Эта сторона когнитивных способностей птиц подробно рассмотрена в работе А. А. Смирновой ([2011]; см. также статью Смирновой, Зориной в настоящей книге), поэтому здесь мы кратко коснемся лишь некоторых общих положений и сравнительного аспекта этих исследований.

Обобщение и абстрагирование — это универсальные операции мышления. В той или иной степени они доступны большинству животных, начиная с рептилий. Обнаружено, что уровни обобщений, которые способны сформировать разные животные, различаются весьма существенно. У большинства позвоночных отмечен только так называемый допонятийный уровень обобщения. Имеется в виду способность птицы без обучения, с первых же предъявлений узнавать новые стимулы той же категории, что была использована при выработке обобщения (например, определенная форма предметов или определенный цвет). Наряду с этим у высших позвоночных имеются зачатки абстрактного мышления. Оно проявляется в способности обобщать признаки, отражающие соотношение между предметами (например, «больше», «равно», «сходство», «число» и т. п.) и применять это обобщение к соотношению стимулов, относящихся к другой категории, чем использованные при обучении. Например, если птица, научившаяся выбирать любое множество, состоящее из большего числа элементов, при первых же предъявлениях выбирает геометрическую фигуру большей площади, можно говорить о том, что она сформировала отвлеченное понятие «больше вообще». В отличие от человека у животных способность к образованию таких отвлеченных понятий ограничена и, разумеется, не выражается словами, поэтому принято говорить, что у них образуются «довербальные понятия».

Этот уровень обобщения доступен и некоторым птицам [Koehler 1956; Зорина и др. 2007]. Он лежит в основе проявления у врановых и попугаев более сложных когнитивных функций, обнаруженных ранее лишь у человекообразных обезьян, таких как: построение аналогий; усвоение символов-цифр в пределах 8 и оперирование ими у врановых [Смирнова 2011; Смирнова и др. 2002; Зорина, Смирнова 2006; 2008; Зорина и др. 2007]; оперирование символами категорий «материал, число, цвет, форма» у попугаев [Pepperberg 2002; 2009].

В настоящее время эта сторона когнитивных способностей охарактеризована только у двух групп птиц с крайними значениями показателей развития мозга. Данных о развитии этих способностей

у других видов, обладающих промежуточными («средними») показателями развития мозга, пока нет. Для заполнения этого пробела мы провели следующие эксперименты.

ИЗУЧЕНИЕ СПОСОБНОСТИ К ОБОБЩЕНИЮ И К РЕШЕНИЮ ДРУГИХ КОГНИТИВНЫХ ТЕСТОВ У ЧАЕК («НИЗШИЙ» УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ МОЗГА)

В данном разделе описаны эксперименты, проведенные в природных условиях на вольных птицах с применением стандартных методик, точно соответствующих ранее использованному нами в лаборатории при изучении когнитивных способностей ворон.

Опыты проводили на о-ве Топорков (ГПБЗ «Командорский») совместно с Ю. Б. Артюхиным. На этом острове серокрылые чайки (*Larus glaucescens*) практически не боятся человека, поэтому для проведения экспериментов не потребовалось их долгого приручения, необходимого в большинстве случаев. Важно также, что в период размножения для чаек характерна строгая территориальность и четкое доминирование самца над самкой, что позволяет экспериментатору персонально узнавать подопытных птиц, не прибегая к насильственному мечению.

Когнитивные способности чаек до сих пор практически не исследованы, и для их всесторонней характеристики Т. А. Обозова использовала практически весь комплекс когнитивных тестов, ранее предъявлявшихся другим птицам и млекопитающим [Крушинский 1986; Зорина и др. 2007].

Оказалось, что чайки не решают один из простейших (базовых) когнитивных тестов — тест на неисчезаемость или на «постоянство свойств» предметов (object permanence). В отличие от врановых, они, как и голуби, не ищут приманку, на их глазах накрытую непрозрачной фигурой. Как и голуби, чайки не решают также задачу на экстраполяцию: после исчезновения корма за преградой они обходят ширму чисто случайным образом, независимо от того, в какую сторону двигался корм.

При исследовании другого аспекта элементарного мышления — способности к обобщению и абстрагированию — было показано, что у чаек можно достаточно быстро выработать условно-рефлекторные дифференцировки относительных размеров объемных фигур — они успешно обучаются выбирать большую (а в другой группе — меньшую) фигуру. Они могут обобщать признаки «больше» и «меньше» и

«переносить» выработанные реакции на новые стимулы той же категории (коробки других размеров, цвета и формы). Однако применить это обобщение к стимулам другой категории — множествам разной величины — чайки не смогли [Obozova et al. 2011]. Следовательно, высший уровень обобщения — образование довербальных понятий — чайкам, как и голубям, недоступен.

Таким образом, несмотря на различия в характере кормового поведения и на разную степень его пластичности, птицы со сходными «низшими» показателями развития конечного мозга (чайки и голуби) способны преимущественно к допонятийному уровню обобщения. В целом они обладают сходным и весьма ограниченным спектром способностей к решению когнитивных тестов разной природы (см. статью Обозовой в настоящем сборнике).

ИЗУЧЕНИЕ СПОСОБНОСТИ К ОБОБЩЕНИЮ У КЛЕСТОВ («СРЕДНИЙ» УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ МОЗГА)

Когнитивные способности мелких воробьиных, в том числе клестов, до сих пор практически никто не исследовал. Для работы с ними Т. А. Обозова [Обозова, Смирнова 2007; Обозова и др. 2009] разработала оригинальную неинвазивную методику, позволяющую исследовать мало прирученных птиц, проводя эксперименты прямо в жилой клетке. Программа экспериментов с максимальной точностью повторяла предложенную ранее воронам [Зорина, Смирнова 1995; Зорина и др. 2006], что обеспечивало возможность корректного сопоставления результатов и получение сравнительной характеристики.

Мы обнаружили, что пять клестов (*Loxia curvirostra*) в процессе выработки условно-рефлекторной дифференцировки научились на достоверно неслучайном уровне выбирать любое множество, содержащее большее число элементов, при предъявлении разных пар множеств в диапазоне 1—10, т. е. обобщили признак «большее множество».

В тесте «на перенос обобщения» птицам предъявляли новые стимулы, также содержавшие разное число элементов того же диапазона, но по ряду второстепенных признаков (цвет, форма величина, характер расположения составляющих множества элементов) значительно отличавшиеся от использованных при обучении. Без дополнительного обучения клесты выбирали большее множество, даже если суммарные площади обоих стимулов были выровнены, и они не

могли воспользоваться этим количественным признаком, сопряженным с числом.

Столь же успешно они решали задачи при предъявлении стимулов другой категории — одиночных геометрических фигур разной площади, т. е. у них сформировалось довербальное понятие «больше вообще». В этом отношении их поведение в данном тесте сопоставимо с поведением ворон и превосходит возможности голубей и чаек. Однако в отличие от ворон, только один клест смог применить усвоенное правило выбора к множествам из нового диапазона (10—20), тогда как все вороны с этим легко справлялись.

Таким образом, впервые показана способность представителей мелких лесных воробьинообразных (на примере клестов) к формированию обобщения «больше по числу элементов». Важно отметить, что в этом отношении клесты существенно превосходят чаек и голубей, которые не способны к переносу обобщения на новые стимулы других категорий, тогда как клесты с ним справляются, хотя их показатели несколько ниже, чем у ворон. Таким образом, когнитивные способности этих птиц, обладающих «средним» уровнем развития мозга, также можно оценить как «средние» или промежуточные между показателями врановых и голубей [Обозова и др. 2009; Обозова, Смирнова 2007].

Выше мы показали, что и при решении протоорудийных задач клесты продемонстрировали более низкие результаты, чем вороны.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ПТИЦ С «ВЫСШИМ» УРОВНЕМ РАЗВИТИЯ МОЗГА (ВОРОНЫ, ПОПУГАИ)

О наличии сходства врановых и попугаев по способности к обобщению и символизации свидетельствует близость наших результатов [Смирнова и др. 2002; Зорина, Смирнова 2008; Smirnova et al. 2000] с результатами упомянутых выше исследований Пепперберг [Pepperberg 2002; 2009]. В специальных сериях опытов мы более детально сопоставляем способности врановых и попугаев к обобщению и абстрагированию, исследуя их одинаковыми экспериментальными методами. К настоящему времени получены данные о том, что венесуэльские амазоны (*Amazona amazonica*) успешно обучаются выбору по образцу точно по той же методике, которая применяется в опытах на врановых ([Смирнова, Обозова 2012], см. также статью Смирно-

вой, Зорина в этой монографии). Показано, что попугаи успешно обобщают признак «сходство», и по динамике формирования этого обобщения они не отличаются от ворон. Эти птицы проявили такую же способность к выявлению сходства по аналогии в структуре сложных двухкомпонентных стимулов [Obozova et al. 2011], какую мы обнаружили у серых ворон [Zorina, Smirnova 2005]. Эта когнитивная операция — одно из наиболее сложных проявлений абстрактного мышления животных. Ранее считалось, что она доступна только человекообразным обезьянам, тогда как низшие приматы способны осваивать ее лишь путем длительного обучения [Зорина, Смирнова 2008].

К группе птиц с «высшим» уровнем развития мозга относятся также совы, когнитивные способности которых до сих пор не исследованы. В настоящее время мы пытаемся начать заполнять этот пробел. На базе ООО «Питомник редких видов птиц Витасфера» мы начали (совместно с Е. И. Сарычевым) исследовать способность бородатых неясытей (*Strix nebulosa*) решать некоторые простые когнитивные задачи. По предварительным данным ([Obozova, Zorina 2013]) их поведение разительно не похоже на поведение других птиц с относительно крупным мозгом: они не решают тест на «неисчезаемость» и на подтягивание приманки с помощью нити. Когнитивные способности этих птиц требуют дальнейших исследований.

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОДХОДОВ К ИССЛЕДОВАНИЮ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ПТИЦ

Как следует из приведенного выше краткого обзора, прогресс в изучении когнитивных способностей птиц достигнут благодаря методологиям, применение которых в настоящее время становятся все более общепринятым. Это использование комплекса тестов для описания спектра когнитивных способностей вида и сравнительный анализ (по возможности, максимально широкий) показателей птиц разных видов. Обе эти методологические особенности проявились уже в ранних работах Л. В. Крушинского и последовательно применялись при исследовании когнитивных способностей птиц.

Широкое использование сравнительного подхода позволило принципиально пересмотреть пределы интеллектуальных возможностей птиц, о которых долгое время судили только по голубям. Удалось показать, что интеллект многих видов не ограничивается способно-

стью к обучению; он включает и высшие проявления — элементы мышления и сознания. На данном этапе диапазон сравнительных исследований расширяется за счет добавления видов, характеризующихся не только крайними (как у врановых и голубей), но и промежуточными показателями уровня развития мозга, а также разными типами кормового поведения и уровнями его пластичности. Последнее обстоятельство важно, поскольку способствует ответу на вопрос о факторах, определяющих уровень когнитивных способностей вида. Дело в том, что наличие (или отсутствие) тех или иных когнитивных способностей нередко связывают не с уровнем организации мозга, а с наличием частных поведенческих специализаций, прежде всего связанных с характером кормового поведения (потребление движущегося или неподвижного корма). Этот вопрос возникал особенно активно в 1960-е гг. в связи с опытами Л. В. Крушинского. Критики его работ считали, что неспособность голубей и кур решать задачу на экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения, определяется узкой специализацией их кормового поведения (потребление неподвижного корма), тогда как широкий диапазон кормовых методов и пластичность кормового поведения, свойственные врановым, позволяют успешно ее решать. Радикальные различия в уровне организации мозга во внимание не принимались.

Опровержением такой точки зрения служат две группы фактов: во-первых, голуби отстают от врановых по способности к решению практически всех задач, в том числе и тех, которые никак не связаны с восприятием движения и оценкой его параметров [Зорина 2005]. Во-вторых, как показали проведенные в настоящее время исследования, чайки, которые характеризуются широким набором кормовых методов и более высокой общей пластичностью поведения по сравнению с голубями, обладают столь же ограниченным спектром когнитивных способностей, как и голуби. Они способны только к допонятийному уровню обобщения и не решают ни тест на «неисчезаемость», ни задачу на экстраполяцию. В отличие от них врановые решают практически весь набор существующих тестов, в том числе и доступных только антропоидам, таких, например, как способность к употреблению и изготовлению орудий, выявление аналогий, способность к самоузнаванию и др.

Начатое нами исследование видов со «средним» уровнем развития мозга продемонстрировало, какими могут быть промежуточные варианты спектра когнитивных способностей: не столь ограниченные, как у голубей и чаек, но и не столь совершенные и многосторонние, как у врановых и попугаев.

Другая особенность и тенденция современных работ состоит во всесторонней оценке спектра когнитивных способностей вида с использованием комплекса тестов. Появляются все новые методики исследований (например, комплекс протоорудийных задач, включая задачи на извлечение приманки из трубки с ловушкой, которые мы не рассматривали), благодаря чему возникает возможность не только констатировать степень сходства или различий между видами, но и анализировать механизмы, лежащие в основе таких решений. Комплексы тестов все более широко используются в современных исследованиях, включая изучение орудийной деятельности (например, [Seed et al. 2009]) и других сторон когнитивной деятельности животных.

Можно также отметить начало экспериментального изучения когнитивных способностей вольных животных непосредственно в среде их обитания, но с помощью стандартных лабораторных методик [Obozova et al. 2011].

Основное значение использования комплекса тестов состоит в том, что он позволяет охарактеризовать спектр когнитивных способностей каждого вида, а не способность к решению отдельных задач. Группы видов со сходными показателями развития мозга, но имевшие разные пути развития в филогенезе («высший» уровень — врановые и попугаи, «низший» — голуби и чайки) характеризуются сходными спектрами когнитивных способностей. У чаек и голубей этот спектр весьма ограничен, тогда как у врановых — наиболее широк. Важно отметить, что по решению всех сложных когнитивных тестов врановые и попугаи превосходят хищных и приближаются к наиболее высокоорганизованному млекопитающим, включая человекообразных обезьян и дельфинов. Весь комплекс полученных сравнительных данных наглядно иллюстрирует, что возможность такого множественного сопоставления повышает достоверность и надежность сравнительных оценок. Получение подобных данных делает более обоснованной гипотезу о независимом и параллельном развитии когнитивных способностей птиц и млекопитающих в процессе филогенеза. Такие данные подтверждают гипотезу о конвергентной эволюции мозга и когнитивных способностей млекопитающих и птиц [Крушинский 19776; Emery et al. 2004; Emery 2006; Emery, Clayton 2005; Seed et al. 2009].

Таким образом, расширение круга модельных видов и использование комплекса методик подтверждают ранее установленный факт наличия у птиц мышления как способности к экстренному решению задач в новой ситуации и обобщенному и опосредованному отражению действительности. Об этом свидетельствуют современные

данные об орудийной и протоорудийной деятельности птиц, а также способность высших представителей этого класса к образованию довербальных понятий, выявлению аналогий и символизации.

Полученные данные свидетельствуют также, что способность птиц к решению задач четко коррелирует с уровнем организации мозга, который оценивается по полушарному индексу Портмана. Спектр решаемых когнитивных тестов самый широкий у врановых и попугаев и самый узкий у голубей и чаек. Когнитивные способности птиц со «средним» уровнем развития мозга оказались промежуточными между способностями птиц «высшего» и «низшего» уровня. Это говорит в пользу адекватности использования полушарного индекса Портмана при подборе модельных видов для дальнейших сравнительных исследований.

Группы птиц, обладающие сходными показателями развития мозга, но относящиеся к разным линиям развития в филогенезе («высший» уровень — врановые и попугаи, «низший» — голуби и чайки), характеризуются сходными спектрами когнитивных способностей. У врановых и попугаев они наиболее широки, тогда как у чаек и голубей весьма ограничены.

Сходство когнитивных способностей высших представителей птиц с высшими приматами подтверждает гипотезу о конвергентной эволюции этих классов позвоночных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Приносим глубокую благодарность за ценные советы коллегам, принявшим участие в обсуждении этой статьи, — И. И. Полетаевой, А. А. Смирновой и Т. Б. Голубевой. Выражаем искреннюю признательность директору ООО «Питомник редких видов птиц Витасфера» Е. И. Сарычеву за предоставление возможности проводить эксперименты на совах и Ю. Б. Артюхину за постоянную помощь в проведении работ на чайках в ГПБЗ «Командорский».

Работы поддержаны грантами РФФИ № 10-04-00891 и № 13-04-00747.

КОГНИТИВНЫЕ СПОСОБНОСТИ ПТИЦ: ОБОБЩЕНИЕ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОНЯТИЙ, СИМВОЛИЗАЦИЯ, УМОЗАКЛЮЧЕНИЯ

А. А. Смирнова, З. А. Зорина

ВВЕДЕНИЕ

Изучение высших когнитивных способностей птиц как животных, не относящихся не только к приматам, но и вообще к млекопитающим, — это подход к анализу эволюционных истоков мышления и сознания, позволяющий выявить наиболее универсальные его свойства, возникшие на разных путях филогенеза. Эта проблема относится к актуальным задачам сравнительной психологии и физиологии еще и потому, что микро- и макроструктура мозга птиц существенно отличаются от таковой млекопитающих (отсутствие новой коры; преобладание цитоархитектоники ядерного типа).

Врановые птицы, как и попугаи, — удачный объект для таких исследований, поскольку они характеризуются наиболее продвинутыми показателями развития мозга по сравнению с остальными птицами. Еще в 1950-е — 1980-е гг. работами ряда исследователей было показано, что они обладают достаточно широким спектром когнитивных способностей — от сложных форм обучения до различных операций и форм мышления ([Крушинский 1986/2009; Koehler 1956; Kamil 1988; Wilson et al. 1985b] и др.). Уже в 1980-е гг. выяснилось, что по решению ряда когнитивных тестов врановые превосходят хищных млекопитающих и приближаются к уровню приматов. Так, в нашей лаборатории было установлено, что представители четырех изученных видов врановых (вороны, сороки, грачи, галки) решают задачу на оперирование эмпирической размерностью фигур, тогда как ни собаки, ни кошки, ни волки с нею не справляются [Крушинский и др. 1979]. В связи с этим в начале 1990-х гг. наступила очередь уточнения верхней границы когнитивных способностей птиц и выявления меры их сходства с высшими млекопитающими. Целью наших исследований была подробная оценка способности высокоорганизованных птиц к выполнению та-

ких базовых операций мышления как обобщение и абстрагирование, формированию понятий (как одной из форм мышления) и способности связывать эти понятия со знаками (символизация).

При выборе соответствующих этой задаче тестов мы опирались на представления Н. Н. Ладыгиной-Котс и А. Р. Лурия, которые полагали, что у животных нужно искать логическое, самостоятельное мышление, сопровождающееся процессами абстрагирования, образованием понятий, суждений, умозаключений [Ладыгина-Котс 1923], и что акт мышления

...возникает только тогда, когда у субъекта существует соответствующий мотив, делающий задачу актуальной, а решение ее необходимым, и когда субъект оказывается в ситуации, относительно выхода из которой у него нет готового решения — привычного (т. е. приобретенного в процессе обучения) или врожденного [Лурия 1973: 310].

Обобщение и абстрагирование, анализ и синтез, а также сравнение, основанное на выявлении сходства и различия, относят к основным операциям мышления. Они неразрывно связаны и невозможны друг без друга. А. Р. Лурия считал [1973], что абстракция и обобщение являются важнейшими функциями мышления. Обобщение — способность к мысленному объединению предметов и явлений по общим существенным признакам. Обобщение невозможно без абстрагирования — «зеркальной» операции, выявляющей различающиеся, несущественные признаки. И. М. Сеченов [1935] писал, что абстрагирование — это удаление от чувственных корней, от реального образа конкретного предмета. Результатом операций обобщения и абстрагирования является формирование понятий. Понятия считают одной из форм мышления, наряду с умозаключениями и суждениями. Под термином «понятие» мы подразумеваем отвлеченную, систематизированную информацию о наиболее существенных, инвариантных признаках класса объектов [Фирсов 1987]. Сущность понятий — обобщение внутри классов и различение между классами [Keller, Schoenfeld 1950]. Именно понятия считают универсальными структурными единицами мышления. Например, по мнению Л. С. Выготского [1982], всякое обобщение, всякое образование понятия есть самый специфический, самый подлинный, самый несомненный акт мысли. Е. Н. Панов утверждает, что мышление представляет собой ни что иное, как оперирование множеством дискретных, отграниченных друг от друга понятий [Панов 2005].

Все многообразие методов, используемых для исследования высших когнитивных способностей животных, можно разделить на две группы: не требующие и требующие предварительного обучения.

К первой группе можно отнести экспериментальные задачи, элементы которых связаны очевидными логическими связями. Именно поэтому они могут быть решены за счет экстренного улавливания структуры задачи и реорганизации независимых элементов прошлого опыта. Примером могут служить задачи на использование орудий, которые первым применил В. Келер [1930], а также элементарные логические задачи, разработанные Л. В. Крушинским [1991], в которых животное должно найти приманку, так или иначе исчезающую на глазах у животного из поля его зрения (например, задача на экстраполяцию направления движения раздражителя). Необходимо отметить, что решению подобных задач животное может обучиться за несколько проб и ошибок. В связи с этим в подобных экспериментах наиболее важен и информативен результат именно первой пробы, а статистически значимые результаты можно получить только за счет увеличения числа экспериментальных животных.

К другой группе относятся тесты, которые не могут быть решены без предварительного обучения, поскольку их структура произвольно определена экспериментатором, а между составляющими элементами нет очевидной логической связи. Общие закономерности, связывающие элементы таких задач, можно выявить только путем проб и ошибок. Например, способность животных к обобщению чаще всего исследуют при помощи вариантов двух основных методик: обучения дифференцировке стимулов и выбору по образцу. В первом случае животное обучают отличать группу «правильных» стимулов (обладающих неким общим признаком, например, цвет или форма) от группы «неправильных», которые этим признаком не обладают. Для этого животному предлагают два или большее число стимулов и подкрепляют кормом выбор только одного из них — «правильного». При обучении животного задаче выбора по образцу его подкрепляют за выбор того из двух (или большего числа) стимулов для выбора, который соответствует (или сходен) стимулу-образцу. В этой ситуации, в отличие от дифференцировки, каждый из стимулов для выбора может быть как «правильным», так и «неправильным» в зависимости от того, что предложено в качестве стимула-образца.

Животных обучают решению этих экспериментальных задач, используя при этом некий базовый набор стимулов. Обучение считают законченным, когда животное достигает заранее выбранного экспериментатором критерия: например, не менее 80 % правильных вы-

боров в 100 пробах подряд. Для оценки механизма решения проводят тесты на перенос, в которых структуру задачи оставляют неизменной, а знакомые стимулы заменяют на новые. Только при помощи тестов на перенос можно выяснить, какое именно правило выбора усвоило животное и какие признаки при этом различало. Именно тесты на перенос создают ту самую новую ситуацию, для выхода из которой у животного нет готового решения [Лурия 1973], т. е. позволяют отделить феномены, объяснимые результатами непосредственного обучения, от феноменов, связанных с мышлением.

Необходимо отметить, что вне зависимости от внешней сложности экспериментальной задачи животное может решать ее за счет очень простых механизмов, не имеющих отношения к операциям мышления: например, за счет запоминания набора «правильных» стимулов, или набора правил «если..., то...». Некоторые животные, например, голуби (представители одной из наиболее древних групп птиц с небольшим по относительному весу и весьма примитивно устроенным мозгом) особо склонны решать подобные задачи именно за счет запоминания «правильных» стимулов или их комбинаций (например, [Wilson et al. 1985a]). Для того, чтобы затруднить применение подобного механизма решения, в процессе обучения используют сотни различных стимулов [Wright 1997; Katz, Wright 2006]. Однако существуют данные, что и в этом случае голуби способны запомнить более 800 «правильных» стимулов [Vaughan, Greene 1984; Cook et al. 2005].

Для того чтобы предотвратить возможность обучения в ходе самого теста, в тестовых пробах с новыми стимулами обычно используют недифференцированное подкрепление: помещают корм или в обе кормушки, или ни в одну из них. Тестовые пробы чередуют с так называемыми фоновыми, в которых используют знакомые стимулы и дифференцированное подкрепление (правильный выбор подкрепляют кормом). Если животное в тестовых пробах сохраняет высокий уровень правильных решений, значит механизм решения экспериментальной задачи был основан не на запоминании конкретных «правильных» стимулов или правил «если..., то...», но и на выявлении общих закономерностей, т. е. использовании операций мышления (обобщение, абстрагирование и т. д.).

Благодаря применению тестов на перенос у животных удалось выявить два принципиально разных уровня обобщения: допонятийный и понятийный [Ладыгина-Котс 1923; Koehler 1956; Premack 1983; Фирсов 1993; Mackintosh 2000].

Низший уровень обобщения (допонятийный) проявляется в способности переносить правило выбора на новые стимулы знакомой

категории (т. е. различимые по тому же признаку, что был использован при обучении). Например, сделать вывод о том, что при решении задачи был использован этот уровень обобщения можно в том случае, если животное, обученное выбору по сходству с образцом на черных и белых стимулах, решает эту задачу и со стимулами других цветов. Эта способность обнаружена у представителей большинства исследованных видов позвоночных [Wasserman, Zentall (eds) 2006; Lazareva, Wasserman 2008; Zentall et al. 2008] — т. е. она универсальна и, вероятно, возникла на ранних этапах филогенеза.

Более высокий уровень обобщения проявляется в способности переносить правило выбора на стимулы новых категорий (т. е. различимые по новому признаку, который не был использован при обучении). Считают, что этот уровень обобщения приводит к формированию и использованию довербальных понятий (понятийный уровень обобщения). О том, что при решении задачи был задействован именно этот уровень обобщения, можно говорить, например, в том случае, если животное, обученное правилу выбора по сходству с образцом со стимулами, различающимися по цвету, успешно справляется с этой задачей и со стимулами, различающимися по форме. Этот уровень обобщения обычно удается выявить лишь у высокоорганизованных млекопитающих (приматы, дельфины, но не хищные) и птиц [Wasserman, Zentall (eds) 2006; Lazareva, Wasserman 2008; Zentall et al. 2008; Зорина и др. 2007].

С помощью подобных методик к настоящему времени показано, что животные в той или иной степени (в зависимости от уровня развития их мозга) способны к обобщению различных признаков и использованию понятий — причем не только так называемых перцептивных понятий, объединяющих физически сходные объекты (например, человек, дерево, птица), но и понятий, связывающих физически несходные объекты по их функциям (например, инструменты), и даже наиболее абстрактных понятий, объединяющих объекты по их отношениям друг с другом (больше и меньше, сходство и различие; [Wasserman, Zentall (eds) 2006; Lazareva, Wasserman 2008; Zentall et al. 2008]).

К началу наших исследований имелись немногочисленные данные о том, что высшие представители класса птиц обладают развитой способностью к обобщению, вплоть до формирования довербальных понятий. Так, в уже упоминавшихся работах О. Келера [Koehler 1956] было показано, что попугаи и вороны обобщают признак «определенное число элементов» (при дифференцировке множеств, содержащих 5 ± 2 элемента) и переносят это обобщение на новые стимулы

(как на новые изображения множеств, так и на последовательности звуков). Сходные данные были получены в лаборатории Н. Макинтоша Уилсоном и сотрудниками [Mackintosh 1988; 2000; Wilson et al. 1985b]. Им удалось обнаружить, что врановые способны не только научиться выбирать стимулы по сходству их цвета с образцом, но и переносить обобщенное правило выбора на стимулы другой категории — разные типы штриховки.

ОБОБЩЕНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ПРИЗНАКА «БОЛЬШЕ ПО ЧИСЛУ»

Для уточнения доступного врановым уровня обобщения вначале мы обратились к изучению их способности обобщать относительный признак «больше по числу»⁶.

Предпосылкой для этой серии опытов послужили ранее полученные нами данные о способности ворон оценивать количественные параметры зрительных стимулов. Так, было показано, что вороны и голуби запоминают число единиц подкрепления, полученных из открываемых ими кормушек разных цветов, и в новой ситуации (при предъявлении новых пар закрытых кормушек) в достоверном большинстве случаев выбирают кормушку того цвета, в которой ранее они находили большее число пищевых единиц [Зорина и др. 1991]. Позднее мы обнаружили, что при одновременном предъявлении двух открытых кормушек, содержащих разное число личинок мучного хрущака (от 1 до 12), вороны в достоверном большинстве случаев выбирают кормушку с большим числом личинок, причем успешно делают это даже при минимальных различиях между сравниваемыми множествами [Зорина, Смирнова 1994]. В этих опытах впервые было показано, что вороны (как и некоторые воробьиные, в частности, мухоловки-пеструшки [Дерим-Оглу, Егорова 1982]) могут различать множества, содержащие до 8 элементов, а не 5 ± 2 , как это было принято считать ранее [Davis, Perusse 1988].

Данные о способности ворон к столь тонкой перцептивной оценке множеств требовали проверки в более формализованном эксперименте. Поэтому изучение их способности к обобщению относительного

⁶ Еще в начале 1980-х гг. Л. В. Крушинский, стремясь к расширению диапазона задач, применяемых для оценки рассудочной деятельности животных, предложил нам исследовать способность врановых к «счету». Анализ литературы, прежде всего работ О. Келера, показал всю сложность этой задачи и потребовал длительной подготовки адекватной методики, так что эксперименты были начаты только на рубеже 1980-х — 1990-х гг.

признака «больше по числу» проводили на основе методики обучения дифференцировке стимулов. Птицам предъявляли две кормушки, накрытые карточками — стимулами для выбора, на которых было изображено разное число небольших геометрических фигур, и всегда подкрепляли выбор стимула с изображением большего числа фигур. При обучении использовали пары множеств из диапазона 1—12.

За 200 сочетаний вороны успешно усвоили правило выбора и смогли перенести его не только на новые стимулы в уже знакомом диапазоне «1—12», но и на стимулы из нового диапазона «12—20». Тест, в котором большее множество могло иметь как большую, так и меньшую суммарную площадь элементов, показал, что вороны могли выбирать большее множество не только по всей совокупности сопряженных с числом количественных признаков (таких как суммарная площадь элементов и плотность их расположения), но и именно по числу элементов в них [Зорина, Смирнова 1995; 1996]. Таким образом, у ворон была обнаружена не только способность к тонкой перцептивной оценке достаточно больших множеств, но и к обобщению относительного признака «больше по числу».

Позже мы показали, что ворон, обученный выбору большего множества по сходной методике, успешно перенес усвоенное правило выбора на стимулы другой категории — изображения одиночных фигур разной площади, т. е. продемонстрировал применение довербального понятия «больше вообще» [Зорина и др. 2006]. Эти данные подтвердили способность врановых птиц к формированию довербальных понятий, которая, как уже упоминалось, обнаружена у приматов и недоступна хищным млекопитающим [Фирсов, Чиженков 2003].

ОБОБЩЕНИЕ ПРИЗНАКА «СХОДСТВО»

Способность ворон к обобщению другого относительного признака — «сходство» — мы исследовали методом выбора по образцу. Птицам предъявляли две кормушки, накрытые карточками (стимулами для выбора), между которыми помещали карточку-образец. Корм помещали в кормушку, накрытую карточкой, сходной с образцом по всем или некоторым признакам. При обучении использовали три базовых набора стимулов: чёрные и белые карточки; изображения цифр 1 и 2; изображения одного или двух геометрических элементов разной формы и цвета. Используемый набор стимулов заменяли на следующий после достижения критерия обученности. После длительного обучения (более 3000 предъявлений) с тремя базовыми

наборами стимулов некоторые вороны усвоили правило выбора той из 2 карточек, накрывающих кормушки, которая соответствовала помещенной в центре карточке-образцу.

Тесты с использованием новых стимулов уже знакомых категорий (признаки для сравнения — окраска, конфигурация линий и число элементов) показали, что вороны действительно усвоили обобщенное правило выбора по сходству с образцом для этих трех типов признаков [Смирнова и др. 1998]. Проведенные позднее тесты продемонстрировали, что вороны были способны применить усвоенное правило выбора и к стимулам новых категорий (признаки для сравнения — типы штриховки и размер геометрических фигур). Тем самым удалось подтвердить, что врановые способны использовать довербальные понятия «сходство» и «различие».

ВЫЯВЛЕНИЕ СХОДСТВА ПО АНАЛОГИИ (ANALOGICAL REASONING)

Способны ли вороны обнаружить сходство по наиболее абстрактному признаку — аналогии соотношений в структуре двухкомпонентных стимулов? Для ответа на этот вопрос в следующей серии экспериментов (также в ситуации выбора по сходству с образцом) использовали стимулы, которые представляли собой изображение двух геометрических фигур. Один из стимулов для выбора соответствовал образцу либо по соотношению (одинаковые или разные) размеров фигур вне зависимости от их формы, либо по соотношению формы фигур вне зависимости от их цвета, либо по соотношению цвета фигур вне зависимости от их формы. В любом случае образец и стимулы для выбора не имели никакого перцептивного сходства по конкретным физическим признакам, но один из них был аналогичен образцу по своей структуре (соотношению признаков компонентов). Например, если образцом служило изображение квадрата и круга, а для выбора предлагали изображение пары квадратов и изображение треугольника и прямоугольника, то правильным был выбор последнего стимула, поскольку на нем, как и на образце, были изображены разные фигуры. Вороны успешно справились с этой задачей: они оказались способны экстренно выявить сходство по аналогии соотношения компонентов в структуре образца и одного из стимулов для выбора [Смирнова, Зорина 2006].

Способность к выполнению такой операции можно считать показателем наиболее высокого уровня обобщения признака «сходство».

Ранее было известно, что сходство по аналогии способны спонтанно (без дополнительного обучения) выявлять антропоиды — шимпанзе, гориллы, орангутаны [Gillan et al. 1981; Premack, Premack 2003; Thompson et al. 1997; Vonk 2003]. Павлины также могут обучиться решению подобных задач [Bovet, Vauclair 2001; Fagot et al. 2001], однако в отличие от антропоидов и ворон, павлинам требовалось для этого длительное обучение (около 15 тысяч проб). Существуют данные, что у детей подобная способность развивается к пяти годам [Thompson 1995], в то время как у трёхлетних она еще не развита [Bovet et al. 2005]. В целом, эти данные свидетельствуют не только о наличии у ворон столь сложной когнитивной функции, но и подтверждают сходство их способностей с антропоидами.

СИМВОЛИЗАЦИЯ: УСТАНОВЛЕНИЕ ЭКВИВАЛЕНТНОСТИ МЕЖДУ ЦИФРАМИ И ПОНЯТИЕМ О СООТВЕТСТВУЮЩЕМ ЧИСЛЕ

Тот факт, что вороны способны использовать понятия, позволил подойти к изучению зачатков еще одной, может быть, наиболее сложной когнитивной функции — способности использовать символы, которая составляет основу вербального мышления и речи человека. Символизацией мы называем процесс установления эквивалентности между нейтральными объектами («знаками») и соответствующими предметами, действиями, а также обобщениями разного уровня, включая довербальные понятия («обозначаемое»; [Орбели 1949; Фирсов 1993]). Эквивалентными называют такой тип иерархических двунаправленных отношений между объектами, при которых один объект может заменить другой [Sidman 2008; Sidman et al. 1982]. Эквивалентные отношения обладают свойствами рефлексивности, симметричности и транзитивности. В результате символизации появляется возможность оперировать знаками как символами, в полном отрыве от обозначаемых предметов, действий и обобщений.

Способность антропоидов к символизации ранее была доказана разными способами. Об этом свидетельствуют как результаты проектов по обучению антропоидов языкам-посредникам, в ходе которых обезьяны усваивали и оперировали целой системой знаков-символов [Gardner, Gardner 1998; Рамбо, Биран 2000; Fouts, Waters 2001; Savage-Rumbaugh, Lewin 1994; Зорина, Смирнова 2006; Fields et al. 2007], так и результаты экспериментов, в которых использовали более узкий набор понятий и знаков — например, оценивали способность животных связывать понятие о числе с символами-цифрами

[Rumbaugh, Washburn 1993; Boysen et al. 1996; Boysen, Hallberg 2000; Biro, Matsuzawa 2001; Tomonaga, Matsuzawa 2002; Matsuzawa 2003].

Данных о способности высокоорганизованных птиц к символизации гораздо меньше. Большая часть из них получена благодаря работам Ирен Пепперберг [Pepperberg 1981; 1987; 1994; 1999; 2006a; 2006b; 2007; 2009; Pepperberg, Gordon 2005], которой удалось обучить серых жак не только произнесению слов устной английской речи, но и пониманию их значения и адекватному использованию в различных ситуациях. В результате многолетних экспериментов один из попугаев (Алекс) усвоил не только названия более 100 различных объектов и их признаков (названия семи цветов, пяти форм, пяти материалов, семи числительных), но и наименования понятий — «цвет», «форма», «материал», «число», «сходство», «различие». В результате Ирен Пепперберг установила с жак определенную форму коммуникации, которую смогла использовать для исследования других высших когнитивных функций. Благодаря тому, что она могла спросить у попугая «Что больше?», «Что меньше?», «Что одинаковое?», «Что разное?», Пепперберг уже не нужно было обучать птицу дифференцировке стимулов или выбору по образцу. Интересным аспектом этих данных является тот факт, что попугай оказался способен спонтанно установить эквивалентность арабских цифр и соответствующих множеств [Pepperberg 2006a], для чего, вероятно, была использована операция транзитивного заключения⁷: если $a = b$ (определенному числу объектов соответствует слово-числительное) и $b = c$ (слову-числительному соответствует цифра), то $a = c$ (число объектов соответствует цифре). В целом, Пепперберг впервые показала, что высокоорганизованные представители класса птиц способны установить истинно эквивалентные отношения не только между знаками и представлениями о конкретных объектах, но и между знаками и понятиями. Они достигают уровня приматов также и по способности к маркировке множеств с помощью символов и оперированию усвоенными символами.

Для исследования способности серых ворон связывать представление о числе с символами-числительными (арабскими цифрами 1—4) мы использовали метод выбора по образцу [Смирнова и др. 2002]. В экспериментах участвовали птицы, заранее обученные обобщенному правилу выбора по сходству с образцом [Смирнова и др. 1998]. В отличие от других аналогичных работ [Rumbaugh, Washburn 1993; Boysen et al. 1996; Boysen, Hallberg 2000; Biro, Matsuzawa 2001; Matsuzawa 2003] мы не прибегали к специальной выработке ассоциативной связи меж-

⁷ Подробнее об операции транзитивного заключения см. ниже специальный раздел.

ду символами и соответствующими множествами, а создавали условия, в которых птицы (ранее обученные отвлеченному правилу выбора по сходству с образцом) могли бы сами обнаружить это соответствие на основе информации, полученной в демонстрационных сериях.

В демонстрационных сериях образец принадлежал к той же категории, что и соответствующий стимул для выбора, т. е. птицам предъявляли задачу, для успешного решения которой достаточно было использовать ранее усвоенное правило выбора по образцу: «видишь цифру — выбирай такую же»; «видишь изображение множества — выбирай изображение множества с тем же числом элементов». При этом птице «демонстрировали» связь между стимулами и величиной подкрепления: при правильном выборе ворона получала число личинок, соответствующее числу элементов в графическом множестве или цифре, изображенным на выбранном ею стимуле.

В тестовых сериях образец и оба стимула для выбора впервые принадлежали к разным категориям: если образцом была цифра, то оба стимула для выбора были множествами, и наоборот. Вороны успешно справились с этой задачей. Несмотря на отсутствие явного сходства между образцом и «правильным» стимулом, они выбирали множество, соответствующее цифре, и наоборот, цифру, соответствующую множеству на образце. Мы предполагаем, что птицы могли достичь такого результата за счет сопоставления полученной в демонстрационных сериях информации о числе единиц подкрепления, соответствующем каждому стимулу, и последующего транзитивного заключения: «если под цифрой 2 — две личинки и под изображением множества из двух элементов — две личинки, то эти цифра и множество соответствуют друг другу».

С помощью аналогичных экспериментов нам удалось показать, что вороны могут оперировать усвоенными цифрами, т. е. выполнять с ними комбинаторную операцию, аналогичную арифметическому сложению. Благодаря предыдущим сериям птицы обладали информацией о том, что каждому конкретному графическому множеству и каждой цифре соответствует определенное число личинок, и что определенные цифры и графические множества соответствуют друг другу. В новой демонстрационной серии использовали только изображения множеств: обычные и «разделенные» (карточка, разделенная диагональной линией на две части). При этом птицы получали дополнительную информацию о том, что под карточкой с «разделенным» графическим множеством находится соответствующим образом разделенное число личинок (использовали кормушку с перегородкой, разделяющей ее на две равные части). В тесте птицам предъявляли

только цифры: если образцом было изображение одной цифры, то стимулами для выбора служили «разделенные» карточки с изображениями двух цифр (и наоборот). При этом сумма цифр на одной из них соответствовала значению цифры на образце. Вороны успешно справились с этой задачей с первых же ее предъявлений. Для этого они, по всей видимости, должны были сделать мысленное заключение об эквивалентности друг другу отдельных цифр и соответствующих комбинаций двух цифр. Аналогичные способности ранее были выявлены у приматов [Boysen 1993; Boysen et al. 1996; Olthof et al. 1997].

Таким образом, полученные данные продемонстрировали способность ворон к некоторым элементам символизации. Птицы смогли спонтанно (с первых же предъявлений) установить тождество множеств и цифр и далее отвлеченно (в отсутствие обозначаемых ими множеств) оперировать цифрами — выполнять операцию, аналогичную арифметическому сложению цифр [Смирнова и др. 2002].

В целом эти данные свидетельствуют о том, что вороны способны сохранять информацию о числовых параметрах стимулов не только в форме образных представлений (*imaginal representations*), но и в некой отвлеченной и обобщенной форме (*abstracted representations*, [Фирсов 1993; Premack 1983]) и могут связывать это отвлеченное представление с ранее нейтральными для них знаками — арабскими цифрами.

Для уточнения и подтверждения этих данных в более поздней серии экспериментов [Смирнова 2011] мы использовали в два раза больший диапазон чисел (1—8 вместо 1—4), а также улучшили методику демонстрационных и тестовых серий. Так, демонстрационные и тестовые серии проводили не для отдельных пар чисел, а сразу для двух диапазонов: 1—4 и 5—8. В демонстрационных сериях все три одновременно предъявляемых стимула принадлежали к одному классу: были либо цифрами, либо множествами (в предыдущей серии экспериментов к одному классу принадлежали лишь образец и соответствующий стимул для выбора). В результате транзитивное заключение стало единственным возможным механизмом установления эквивалентности цифр и изображений множеств. Тестовая стадия была организована таким образом, чтобы исключить возможность обучения (тестовые пробы чередовали с фоновыми; подкрепление в тестовых предъявлениях было недифференцированным). Для ответа на вопрос, какую именно информацию птица связала со знаками, провели дополнительный тест на перенос, в котором вместо знаковых изображений множеств использовали 48 новых.

Полученные результаты продемонстрировали [Смирнова 2011], что вороны действительно способны установить эквивалентность

«знака» и «обозначаемого» путем транзитивного заключения. Тест с новыми множествами показал, что птицы связали со знаками именно понятие о числе, а не представление о двух знакомых (использованных в ходе обучения) изображениях множеств. Вороны успешно оперировали усвоенными знаками: выполняли с цифрами от 1 до 8 комбинаторную операцию, аналогичную арифметическому сложению (по комбинации пар цифр, изображенных на образце, выбирали цифру, соответствующую их сумме и наоборот), а также в ситуации свободного выбора уверенно предпочитали большую цифру или большую комбинацию двух цифр в диапазоне 1–8 (т. е. оперировали представлением об упорядоченности числового ряда).

В целом, в этих экспериментах вороны продемонстрировали успешное использование всех трех свойств эквивалентных отношений:

- рефлексивности ($a = a$, $b = b$) — именно это свойство лежит в основе выбора по сходству с образцом (если образец «а», то выбирай сходный с ним стимул «а»; если образец «b», то выбирай сходный с ним стимул «b»);
- симметричности (если $a = b$, то $b = a$) — птицы успешно выбирали как цифру по образцу-множеству, так и множество по образцу-цифре;
- транзитивности (если $a = b$ и $b = c$, то $a = c$) — именно за счет использования этого свойства птицы установили эквивалентность цифр и изображений множеств.

Полученные нами результаты, как и данные И. Пепперберг, свидетельствуют о том, что способность к символизации присуща не только высшим млекопитающим, но и высокоорганизованным представителям класса птиц. Это служит еще одним подтверждением гипотезы Крушинского [1977] о параллелизме в эволюции рассудочной деятельности и мозга птиц и млекопитающих. Аналогичную гипотезу о конвергентной эволюции этих двух классов позвоночных в настоящее время активно развивают Эмери и Клэйтон [Emery, Clayton 2005; Emery 2006; Clayton, Emery 2009], основываясь при этом на данных о других когнитивных способностях врановых птиц.

СИМВОЛИЗАЦИЯ: УСТАНОВЛЕНИЕ ЭКВИВАЛЕНТНОСТИ МЕЖДУ ЗНАКАМИ И ПОНЯТИЯМИ «СХОДСТВО» И «РАЗЛИЧИЕ»

«Сходство» и «различие» можно считать базовыми понятиями, поскольку именно оперирование ими лежит в основе выполнения большинства операций мышления (например, обобщения и абстра-

гирования, а также сравнения). Тот факт, что высокоорганизованные животные могут оперировать этими понятиями доказан, например, их способностью усваивать обобщенное правило выбора по сходству с образцом (например, [Смирнова и др. 1998; Thompson, Oden 1996; Thompson et al. 1997; Vonk 2003]). У высокоорганизованных животных выявлена и способность связывать эти понятия со знаками. Например, шимпанзе Сара, обученная языку-посреднику, в котором «словами» служили пластиковые жетоны, успешно использовала знаки для обозначения понятий «сходство» и «различие» даже в том случае, если требовалось выявить и обозначить самый абстрактный тип сходства — сходство по аналогии соотношения компонентов [Premack 1983]. Серый жако Алекс успешно отвечал на вопросы «Что разное?» и «Что одинаковое?», когда ему показывали два предмета, сходные и различные по каким-либо признакам (материалу, из которого они были изготовлены; форме; цвету). Например, когда ему показывали розовое пластиковое сердце и розовое пластиковое кольцо и спрашивали «Что разное?», он отвечал «Форма»; а в ответ на предъявление красного пластикового кольца и желтой пластиковой трубки и вопрос «Что одинаковое?», он отвечал «Материал» [Pepperberg 1987].

Для выяснения вопроса о том, способны ли другие высокоорганизованные птицы (серая ворона и венесуэльский амазон) научиться использовать знаки для обозначения понятий «сходство» и «различие», мы вновь (как и при изучении способности серых ворон связывать понятие о числе с цифрами) использовали метод выбора по образцу, но не выбор по сходству с образцом (*general identity matching-to-sample*), а другую разновидность этой задачи, которую называют выбором по условному соответствию образцу (*arbitrary matching-to-sample; conditional discrimination*). При этом животное подкрепляют за выбор стимула, чье условное соответствие образцу произвольно определено экспериментатором. Единственным возможным механизмом решения этой задачи может быть заучивание набора частных правил «если..., то...» [Sidman et al. 1982].

И серая ворона, и венесуэльский амазон ранее были обучены обобщенному правилу выбора по сходству с образцом. В этой серии экспериментов птиц вначале обучили выбирать стимул с изображениями двух одинаковых по размеру и форме фигур, если образцом был знак «S», и стимул с изображениями двух разных по размеру фигур, если образцом был знак «V». При обучении использовали по 6 стимулов каждого типа. После того как ворона и попугай достигли критерия обученности с этим базовым набором стимулов, провели тесты на перенос правила выбора на новые стимулы: сначала знако-

мой категории (также различающиеся по размеру фигур), а затем и новой категории (различающиеся по форме фигур). Птицы успешно справились с этими тестами, продемонстрировав тем самым, что связали знаки «S» и «V» с понятиями «сходство» и «различие», а не просто выучили наизусть 12 частных правил выбора «если..., то ...».

Но действительно ли знак и обозначаемое стали эквивалентны? Как уже упоминалось выше, одним из свойств эквивалентных отношений является их симметричность. В контексте задачи выбора по условному соответствию образцу симметричность отношений подразумевает возможность смены ролей образца и стимула для выбора: если субъект обучен выбирать стимул «В» в ответ на образец «А», то симметричность подразумевает возможность выбора стимула «А», в ответ на образец «В» без дополнительного обучения.

На вопрос о том, способны ли животные спонтанно устанавливать симметричность отношений между «знаком» и «обозначаемым», до сих пор нет однозначного ответа [Lionello-DeNolf 2009]: в некоторых работах с этим тестом не справляются шимпанзе [Dugdale, Lowe 2000], тогда как в других — справляются даже голуби [Frank 2007; Garcia, Benjumea 2006; Vasconcelos, Urcuioli 2011]. Из анализа литературных данных следует, что на успешность решения этого теста положительно влияет использование методических приемов, заранее приучающих животное к тому, что стимул-образец может появиться в роли стимула для выбора и наоборот [Frank, Wasserman 2005; Garcia, Benjumea 2006; Urcuioli 2008; Vasconcelos, Urcuioli 2011]. С другой стороны, известно, что люди в подобных тестах всегда демонстрируют спонтанное понимание симметричности отношений (например, [Lazar et al. 1984]).

По нашему мнению, на результат теста на понимание симметричности отношений между «знаком» и «обозначаемым» влияет контекст экспериментальной задачи. Если перед проведением теста на симметричность отношений животное было обучено лишь условному выбору по образцу, то у него был сформирован лишь набор правил выбора типа «если..., то...», которые заведомо однонаправленны и не симметричны. Если же у животного ранее было сформировано обобщенное (применимое к любым новым стимулам) правило выбора по сходству с образцом, то и в ситуации условного выбора по образцу аналогичный контекст задачи будет способствовать формированию эквивалентных отношений между образцом и подкрепляемым стимулом для выбора, а такие отношения симметричны.

Для проверки этого предположения мы предъявили тест на спонтанное понимание симметричности отношений между знаком и обозначаемым серой вороне и венесуэльскому амазону. Эти птицы ранее

были обучены обобщенному правилу выбора по сходству с образцом. В контексте этой задачи они успешно выявляли не только сходство по конкретным физическим признакам стимулов, но и наиболее абстрактный тип сходства — сходство по аналогии соотношения компонентов. Затем эти же птицы были обучены условному выбору по образцу: если на образце изображен знак «S», то выбирай стимул с парой сходных фигур, а если на образце изображен знак «V», то выбирай стимул с парой различных фигур. Как уже было отмечено выше, птицы связали эти знаки не только с конкретными стимулами, использованными при обучении, но и с понятиями «сходство» и «различие».

В тестовых пробах образец и стимулы для выбора впервые меняли местами: образцом служило изображение пары фигур одинаковой или разной формы (по 12 стимулов каждого типа), а стимулами для выбора — знаки «S» и «V». И ворона, и попугай успешно справились с этим тестом — без дополнительного обучения выбирали знаки «S» или «V», когда образцом служили стимулы с изображениями двух одинаковых или двух разных фигур.

Таким образом, птицы продемонстрировали спонтанное понимание симметричности отношений между знаком и обозначаемым, несмотря на то, что в процессе их обучения мы не применяли никаких специальных методических приемов, заранее приучающих животных к взаимозаменяемости образца и стимула для выбора.

Важно отметить, что далекие в систематическом отношении представители разных отрядов птиц, но обладающие сходным (высоким) уровнем развития мозга, обнаружили сходный уровень способности к наиболее сложным формам обобщения и символизации.

УМОЗАКЛЮЧЕНИЯ: ТРАНЗИТИВНОЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Транзитивное заключение, как и другие операции логического вывода, позволяет получать новую информацию путем мысленного сопоставления уже имеющейся [Gillan et al. 1981]. Транзитивным называют такое отношение R, если оно, попарно связывая стимулы b и c, а также c и d, с необходимостью связывает также стимулы b и d. Стимулы, связанные такими отношениями, образуют транзитивный ряд: bRcRd. Таким образом, если субъект способен из двух предпосылок bRc и cRd сделать вывод, что bRd, то говорят что он способен к транзитивному заключению. Примерами транзитивных отношений могут служить такие, как «больше, чем» (например если $b > c$ и $c > d$, то $b > d$), «дальше, чем», «ярче, чем» и т. д.

Именно способность к транзитивному заключению играет важную роль в организации социального поведения, в частности, в установлении иерархии в сообществах ([Altmann 1962; de Waal 2001; Kummer 1982] и др.). Например, если обезьяна видит, что субъект В подчиняется субъекту А, а она сама подчиняется субъекту В, то без дополнительного выяснения отношений может заключить, что она подчиняется субъекту А.

В условиях эксперимента способность к транзитивному заключению была обнаружена у многих животных, в том числе и у птиц [von Ferzen et al. 1991; Siemann et al. 1996].

Роль транзитивного заключения в процессе символизации можно проиллюстрировать на примере одной из обезьян, обученных языку-посреднику. Шимпанзе Элли обучали языку жестов американских глухонемых (American Sign Language, ASL), но наряду с этим он постоянно слышал вокруг себя устную английскую речь и, как заметили окружающие, понимал довольно много слов. Его воспитатель Р. Футс [Fouts et al. 1976] специально научил его значению нескольких новых слов, обозначающих предметы, которые обычно отсутствовали в его привычном окружении. Затем, в отсутствии обозначаемых объектов, Элли обучили жестам амслена, которые соответствовали этим новым словам. В последующем тесте выяснили, что Элли успешно называл новые образцы объектов жестами [Ibid.]: т. е. спонтанно (без обучения) установил эквивалентность жестов и обозначаемых ими предметов [Зорина, Смирнова 2006].

Аналогичным образом серый жако Алекс спонтанно установил эквивалентность арабских цифр и соответствующих множеств [Pepperberg 2006a], после того как отдельно усвоил соответствие слов-числительных и обозначаемых ими множеств и соответствие слов и цифр.

Как упоминалось выше, именно транзитивное заключение было вероятным механизмом установления эквивалентности цифр и соответствующих изображений множеств у серых ворон [Смирнова и др. 2002; Смирнова 2011]. О способности этих птиц к транзитивному заключению существовали и другие предварительные данные [Зорина и др. 1995].

Однако, механизмы, за счет которых животные осуществляют транзитивное заключение, до сих пор неясны. Ряд исследователей считает, что это форма мышления, которая осуществляется за счет мысленного сравнения положения стимулов в транзитивном ряду ([Davis 1992; Boysen et al. 1993] и др.). Другие полагают, что механизм решения имеет ассоциативную природу и выбор в тесте осуществ-

вляется лишь за счет запоминания различий в вероятности подкрепления стимулов во время предшествующего обучения [Wynne 1995; Siemann, Delius 1998].

Целью данного этапа нашей работы было выяснить, способны ли серые вороны решить тест на транзитивное заключение и, если да, то за счет каких механизмов. Для этого было необходимо подобрать стимулы с градиентно меняющимся признаком, за счет которого они могли бы образовать упорядоченный транзитивный ряд. Кроме того, тест должен был быть организован таким образом, чтобы вероятность подкрепления стимулов в ходе обучения не могла бы повлиять на успешность его решения.

Сначала ворон обучили дифференцировке четырех пар стимулов по их цвету (A+B, B+C-, C+D-, D+E-). После достижения критерия обученности с каждой парой стимулов один из стимулов заменяли на новый и продолжали обучение. При этом сигнальное значение одного из дифференцируемых стимулов изменяли на противоположное: тот, который ранее был неподкрепляемым, становился подкрепляемым. После осуществления выбора по цвету стимулов на обратной стороне каждого из них птица могла увидеть круг того же цвета и определенного размера. Именно размер кругов был использован в качестве признака, создающего упорядоченный транзитивный ряд: у двух птиц подкрепляемый стимул имел на внутренней стороне круг большего диаметра, а у двух других — меньшего.

В тесте чередовали предъявления четырех знакомых пар стимулов и одной новой, составленной из стимулов, которые ранее в ходе обучения вместе никогда не предъявляли (B и D). Чтобы исключить возможность обучения, подкрепление в тестовых пробах было недифференцированным. Чтобы разница в вероятности подкрепления стимулов в ходе обучения, не могла повлиять на успешность решения теста, перед его началом проводили дополнительную серию, в которой частота предъявления стимулов была подобрана таким образом, чтобы отношение числа подкреплений к числу неподкреплений для «неправильного» стимула из тестовой пары стало в 1,5—2 раза выше, чем для «правильного».

Несмотря на это все четыре вороны успешно справились с задачей дифференцировки новой пары стимулов, что подтвердило наличие у них способности к транзитивному заключению. Следует еще раз подчеркнуть, что в момент выбора, как при обучении, так и в тесте, птицы не имели возможности непосредственно сопоставить диаметры кругов, так как видели их только после осуществления выбора по цвету стимулов. Таким образом, вороны, по-видимому, осуществля-

ли выбор именно на основе мысленного сопоставления хранящейся в памяти информации об упорядоченной последовательности стимулов [Lazareva et al. 2004].

В дополнительном эксперименте мы выяснили, что наличие транзитивного отношения между стимулами действительно необходимо для решения теста на транзитивное заключение. Методика его проведения совпадала с описанной ранее, однако диаметры кругов на обратных сторонах карточек были одинаковы, так что транзитивное отношение по признаку размера кругов отсутствовало. Три из четырех птиц выбирали оба стимула на случайном уровне, а четвертая предпочитала «неправильный» стимул D, вероятность подкрепления которого была выше. Таким образом, если транзитивное отношение отсутствовало, птицы выбирали стимулы в тесте случайно или предпочитали стимул с более высоким отношением числа подкреплений к числу неподкреплений. Следовательно, при решении теста на транзитивное заключение вороны действительно используют информацию об отношении между стимулами в транзитивном ряду [Лазарева и др. 2000; Lazareva et al. 2004].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение высших когнитивных функций серой вороны как типичного представителя семейства врановых актуально во многих отношениях. Прежде всего, оно важно с позиций эволюционной биологии для сравнительной характеристики когнитивных способностей птиц — позвоночных, которые более 280 млн лет эволюционировали независимо от млекопитающих и имеют совершенно особое, отличающееся от них строение мозга. Поскольку врановые представляют собой одну из вершин эволюционного развития класса птиц, они могут служить модельным объектом для исследования высших когнитивных функций животных-неприматов. Наряду с этим исследования высших когнитивных функций серых ворон могут способствовать выяснению вопроса о том, какие физиологические механизмы лежат в основе присущей им экстраординарной пластичности поведения.

Представленные нами данные позволяют заключить, что врановые птицы, подобно другой группе наиболее высокоорганизованных птиц — попугаям, обладают широким спектром когнитивных способностей, включающим такие важнейшие элементы мышления, как обобщение и абстрагирование; сравнение, основанное на оценке сходства и различия, использование понятий, выполнение операций

логического вывода (транзитивное заключение). По рассмотренным показателям врановые превосходят хищных млекопитающих [Зорина 2005] и достигают уровня антропоидов. Вероятно, именно широкий спектр высокоразвитых когнитивных способностей врановых птиц лежит в основе их сообразительности в нестандартных ситуациях и экстраординарной пластичности приспособительного поведения, включая успешное приспособление к антропогенным трансформациям среды обитания.

Работы поддержаны РФФИ, гранты № 10-04-00891 и № 13-04-00747.

РЕШЕНИЕ ТЕСТА РЕВЕША-КРУШИНСКОГО ЖИВОТНЫМИ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

М. Г. Плескачева, З. А. Зорина

Изучение сложных форм поведения невозможно без сравнительных исследований способностей животных разных систематических групп, различающихся по уровню развития мозга. Тесты, позволяющие проводить такие сравнения, немногочисленны из-за ограничивающих их использование видоспецифических особенностей поведения животных. Это обстоятельство требует разработки универсальных экспериментальных процедур.

Примером удачной универсальной методики, как это уже неоднократно упоминалось, может служить разработанный Л. В. Крушинским тест на способность к экстраполяции, который использовали для оценки элементарной рассудочной деятельности животных разного уровня филогенетического развития.

Эксперименты выявили высокий уровень этой способности у врановых птиц и представителей отряда хищных млекопитающих. В то же время птицы других систематических групп (куры, утки, голуби, хищные птицы), так же как и лабораторные мыши и крысы, оказались неспособными к экстренному выполнению задачи на экстраполяцию, или же, как крысы пасюки, демонстрировали эту способность только при первом предъявлении теста.

Разработанная Д. Олтоном [Olton, Samuelson 1976] для крыс методика тестирования пространственной памяти в радиальном лабиринте также оказалась в достаточной степени универсальной, что позволило использовать ее для оценки когнитивных способностей животных разных систематических групп [Wilkie, Slobin 1983; Etienne et al. 1994; Lipp et al. 2001], см. также обзор [Плескачева 2008]. Врановые птицы и в этом случае успешнее голубей, кур и гусей [Плескачева и др. 2003; Плескачева 2008; Lipp et al. 2001; Pleskacheva et al. 2004] обучались искать приманку в гигантском радиальном лабиринте. Американские виды врановых птиц хорошо обучались и в его

«аналогах» [Olton et al. 1981; Balda, Kamil 1988; Kamil et al. 1994]. Показатели обучения в гигантском радиальном лабиринте серых ворон и крыс Вистар были одинаково высоки [Плескачева и др. 2003; Lipp et al. 2001].

Более сложная пространственная задача — это тест Ревеша-Крушинского (ТРК). В этом тесте животное ищет приманку, которую экспериментатор скрыто от него помещает под один из непрозрачных цилиндров, расположенных в ряд. При каждом предъявлении ряда («попытке») корм находится лишь в одном, новом месте, соседнем с тем, где он был ранее. Успешное выполнение задачи возможно только при улавливании животными закономерности смены местонахождения корма и формировании правила поиска, основанного на интегрированной информации о недавнем местонахождении приманки, «шаге» и направлении ее предыдущих перемещений. Оценивается способность к экстренному решению теста, предъявляемого животному впервые, предварительно проводится лишь его ознакомление с цилиндрами и выработка навыка их опрокидывания для получения приманки.

Необходимо отметить, что ТРК и два предыдущих теста имеют в своей структуре как черты сходства, так и различия. Так же как и в тесте на экстраполяцию, для оптимального решения теста необходимо прогнозирование будущего расположения приманки, исходя из начальной информации о направлении ее перемещения. Однако, в отличие от экспериментов на способность к экстраполяции, где животное видит реальное непрерывное передвижение приманки, в ТРК экспериментатор меняет ее положение в ряду кормушек по определенному правилу, осуществляя это скрыто от животного и дискретно. Как и в радиальном лабиринте, для успешного выполнения ТРК требуется хорошая рабочая пространственная память, необходимая для запоминания текущего положения кормушки. Win-shift («выиграл-перейди») стратегия ее поиска [Olton, Samuelson 1976; Olton et al. 1981] могла бы способствовать выполнению теста, так как приманку перемещают каждый раз в новое место. В отличие от экспериментов в радиальном лабиринте, в которых приманка в начале опыта располагается в каждом из рукавов, в ТРК она каждый раз имеется только в одном из 12 близко расположенных друг к другу потенциальных мест.

Идея задачи на определение закономерности перемещения приманки по ряду позиций впервые была реализована на обезьянах Г. Ревешем [Revecz 1925]. В 1980-е гг. Л. В. Крушинский, независимо от работы Ревеша, ввел этот тест для оценки невербального мышления у человека [Крушинский и др. 1983]. Опыты на людях показали, что

многие из них, хотя и не все, быстро улавливают закономерность ее перемещения и далее действуют безошибочно. Способность к такому решению формируется в процессе онтогенеза постепенно, появляясь у 6-летних детей, и достигает характерного для взрослых уровня у 15-летних [Крушинский, Зорина 1982].

Позднее с использованием этого теста были проведены эксперименты на врановых птицах [Крушинский, Зорина 1982; Зорина, Салимов 1989] и обезьянах [Зорина и др. 1988], а также на крысах разных линий [Плескачева и др. 1995; 1998]. Установлено, что в отличие от человека ни один из изученных видов животных не способен к точному решению этого теста, т. е. к полному улавливанию правила, лежащего в его основе. Лишь в единичных случаях можно обнаружить не менее трех подряд обнаружений приманки (безошибочно или с одной ошибкой), однако у многих особей каждого из видов обнаружена тенденция к оптимизации поиска, а число ошибок у них достоверно ниже возможного при «случайном блуждании» [Зорина, Салимов 1989].

Для экспериментов с крысами была разработана программа подсчета и оценки допускаемых ошибок, позволившая выявить из множества параметров ключевые характеристики их поведения при решении данного теста. В первых кратких публикациях о способности птиц и приматов к решению ТРК [Крушинский, Зорина 1982; Зорина и др. 1988; Зорина, Салимов 1989] мы не ставили задачи подробного анализа их поведения. Обработка по единой программе исходных данных (последовательности выбора животным цилиндров при каждом предъявлении задачи) дает возможность детально оценить и сравнить способности разных групп животных.

Это послужило поводом заново пересмотреть полученные ранее результаты. Другая причина, побудившая нас вернуться к исходным данным, это возросший в последние годы интерес исследователей когнитивной деятельности к изучению способности животных к формированию динамических пространственных представлений [Call 2000]. Эти способности оценивают в тестах, для успешного решения которых животным требуется определять, куда передвигаются скрывающиеся и перемещаемые экспериментатором объекты [Call 2003; Beran et al. 2005; Rooijackers et al. 2009; Albiach-Serrano et al. 2010]. Эти исследования проводятся на основе идей Ж. Пиаже [Piaget 1954] о ключевой роли в развитии когнитивных функций способности к мысленному представлению и реконструкции местоположения объекта, исчезающего из поля зрения («object permanence»). Выводы, полученные в этих экспериментах, во многом созвучны со взглядами

Л. В. Крушинского на способности животных к оперированию представлениями о физических свойствах внешнего мира и его эмпирическими законами.

Цель данного исследования — сравнить способности животных разных систематических групп к выполнению ТРК, а также проанализировать, что лежит в основе способности высокоорганизованных представителей птиц и млекопитающих (врановых птиц и приматов) к экстренной оптимизации поиска скрытой приманки, и проверить, отличаются ли применяемые ими стратегии поведения от описанных у крыс и какова степень их сходства у животных со столь разным уровнем структурно-функциональной организации мозга.

МЕТОДИКА

В работе проводили сравнительную разностороннюю оценку ранее полученных данных о способности крыс, врановых птиц и обезьян к решению ТРК. Показатели крыс пасюков ($n = 24$) и Вистар ($n = 16$) практически не различались [Плескачева и др. 1998], и для упрощения обсуждения мы рассматриваем их без разделения по линиям. В ряде случаев отмечали особенности поведения разных видов врановых и обезьян, однако оценить в полной мере их видовые характеристики не было возможности из-за небольшого количества животных в группах.

Таблица 1

Исследуемые группы животных

Группа	вид	пол и возраст	N
1	2	3	4
крысы $n=40$	пасюк <i>Rattus norvegicus</i>	♂♂, 6–7 мес	24
	вистар <i>Rattus norvegicus</i>	♂♂, 6–7 мес	16
врановые птицы $n=44$	серая ворона <i>Corvus cornix</i>	?, от 1 до 3 лет	26
	галка <i>Corvus monedula</i>	?, от 1 до 3 лет	8
	грач <i>Corvus frugilegus</i>	?, от 1 до 3 лет	5
	сорока <i>Pica pica</i>	?, от 1 до 3 лет	3
	обыкновенная сойка <i>Garrulus glandarius</i>	?, от 1 до 3 лет	2

Окончание табл. 1

1	2	3	4
обезьяны n=22	орангутан <i>Pongo pygmeaus</i>	2 ♂ 12 и 16 лет и 2 ♀ 5 и 14 лет	4
	обыкновенная горилла <i>Gorilla gorilla</i>	♂ 10 лет и ♀ 12 лет	2
	макак резус <i>Macaca mulatta</i>	1 ♂ и 3 ♀	4
	магот <i>Macaca sylvana</i>	♂	1
	макак мавр <i>Macaca maurus</i>	♂ и ♀	2
	черный макак <i>Macaca nigra</i>	♂ 10 лет и ♀ 8 лет	2
	павиан анубис <i>Papio anubis</i>	2 ♀, 6 и 8 лет	2
	зеленая мартышка <i>Chlorocebus aethiops</i>	♂ и ♀	2
	большая белonosая мартышка <i>Cercopithecus nictitans</i>	♂ 18 лет	1
	дымчатый мангобей <i>Cercocebus atys</i>	♀ 8 лет	1
	бурый (?) капуцин <i>Cebus apella</i> (?)	♂ 4-5 лет	1

Единая процедура тестирования у животных разных групп различалась по некоторым частным признакам в связи с видовой спецификой объекта исследований (размеры животного, тип приманки, размер скрывающих ее цилиндров). Общим для всех было то, что животные должны были найти корм под одним из 12 цилиндров, выставленных в ряд на равном расстоянии друг от друга. В соответствии с правилом теста каждый раз приманку, скрыто от животного, помещали под новый цилиндр, соседний с тем, где она была в предыдущий раз. В первый раз приманка была под первым, при втором предъявлении — под вторым, затем — под третьим и так далее, до двенадцатого, когда приманку помещали под двенадцатый цилиндр. Таким образом, после обнаружения приманки в первых двух предъявлениях животные получали информацию о закономерности ее дальнейшего перемещения — подкрепляемая в данном предъявлении позиция определялась предыдущим местом нахождения приманки, а также направлением и шагом ее перемещения. В качестве приманки для обезьян использовали кусочки фруктов, для врановых — личинки мучного хрущака, для крыс — семена подсолнечника.

Методики опытов на крысах и врановых птицах были подробно описаны ранее [Зорина, Салимов 1989; Плескачева и др. 1995; 1998],

тогда как результаты решения ТРК обезьянами опубликованы лишь в кратких тезисах [Зорина и др. 1988]. В связи с этим особенности их тестирования будут рассмотрены подробнее.

Эксперименты на обезьянах проводили А. Н. Гражданкина и Н. П. Попова под руководством Л. В. Крушинского в помещениях Московского Зоопарка.

Экспериментатор, которого хорошо знали обезьяны, во время опыта находился перед клеткой с обезьяной, отделенный от нее столом, на котором он расставлял в ряд 12 цилиндров (непрозрачные пластмассовые стаканы) на небольшом расстоянии друг от друга. Обезьяны предварительно были приучены их приподнимать, чтобы достать приманку. Во время опыта животным позволяли открывать цилиндры до тех пор, пока они не находили корм. После этого обезьяну отгораживали от экспериментального стола непрозрачным экраном и вне поля ее зрения новую порцию приманки прятали под новый цилиндр, соседний с тем, где она находилась в прошлый раз.

Такая же процедура применялась и в опытах с врановыми. В экспериментах с крысами и врановыми при каждом предъявлении теста их выпускали из стартовой непрозрачной камеры, куда и возвращали после нахождения и поедания приманки. Чтобы исключить ориентацию крыс по запаху, корм подводили под цилиндр только тогда, когда животное его открывало (подробнее см. [Плескачева и др. 1995]).

В качестве ключевых показателей поведения были выбраны следующие:

1. Общее число цилиндров, открытых животным при поиске приманки во всех 10 предъявлениях задачи (с 3-го по 12-е, первые два предъявления рассматривали как информативные) — сумма ошибок (СО). Расчет вероятностей случайного совершения СО разной величины, ранее проведенный Р. М. Салимовым [Зорина, Салимов 1989], показал, что значения, равные или меньшие 46, могут свидетельствовать об оптимизации поискового поведения данной особи, т. к. они достоверно ниже минимальных значений, возможных при «случайном блуждании» ($p < 0,05$).

2. Доля выборов цилиндров, где приманка была ранее, в процентах от общего числа ошибочных выборов (тактика возврата к местам прежнего нахождения приманки).

3. Ошибка первого выбора (ОПВ) — показатель, характеризующий точность поиска. Удаленность первого выбранного животным цилиндра от целевого (в каждом из предъявлений с 3-го по 12-е) вычисляли по разнице (без учета знака) между номерами позиций выбранного и целевого цилиндра.

Значение ОПВ оценивали в двух «зонах» ряда цилиндров — в новой, где приманки еще не было, и в «прежней», где она находилась ранее. При точном выборе величина ОПВ должна быть равна нулю. Для каждого животного подсчитывали также значения ОПВ, усредненные по предъявлениям (с 3-го по 12-е, исключая нулевые значения), а также, отдельно — аналогичные показатели по каждой из зон.

4. Доля стереотипных выборов — суммарное количество выборов соседних цилиндров, трех и более подряд, в процентах от общего числа выборов при предъявлениях с 3-го по 12-е.

5. Показатель направления поиска. Для этих же предъявлений оценивали, в каком направлении (от 1-го ко 2-му выбору) животные осуществляли поиск — к целевому цилиндру или от него. Для каждой особи вычисляли долю выборов, направленных к целевому цилиндру, в процентах от общего числа выборов (к цели и от нее). Кроме того, этот же показатель оценивали отдельно для новой и «прежней» зон.

Индивидуальные показатели вычисляли при помощи разработанной нами ранее программы «Revecz» [Плескачева и др. 1995; 1998] и сравнивали с параметрами «случайного поиска». Ситуацию случайного поиска «целевого» числа, аналогичную поиску приманки в ТРК, моделировали, генерируя случайные неповторяющиеся числа от 1 до 12 с помощью нашей («случайный поиск 1») и другой программы (SuperCool Random Number Generator, версия 1.04. Build 8, ©CUI WEI, 2000 <http://www.supercoolbookmark.com/random/index.html>, «случайный поиск 2»).

Достоверность различий между группами оценивали с помощью программы Statistica 6.0. Для большинства показателей использовали стандартные методы параметрической статистики (t-критерий Стьюдента и дисперсионный анализ). Для сравнения значений величин ОПВ по группам использовали непараметрический критерий Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Только отдельные особи разных видов (рис. 1) достигали критерия решения теста (не менее трех подряд обнаружений приманки безошибочно (ОПВ = 0) или с одной ошибкой (ОПВ = 1). Это означает, что в целом животные не были способны уловить точное правило отыскания целевого цилиндра. Суммарно по группам доля безошибочных выборов у крыс (10,5 %), птиц (11,1 %) и обезьян (12,7 %) лишь незначительно превышала случайный уровень (8,6—9,6 %).



Рис. 1. Примеры индивидуальных «схем решения» животными теста Ревеша-Крушинского. По оси абсцисс — номер цилиндра в ряду, по оси ординат — номер предъявления теста. Кружками обозначены выборы животного, белыми — первый выбор, черными — последующие, последний выбор целевого цилиндра отмечен крестиком.

Все, кроме гориллы — представители «лучшей» группы ($CO < 46$). См. также рис. 5.

Чтобы проверить, способны ли животные всех исследуемых групп оптимизировать поиск приманки, использовали следующий ряд показателей.

Суммарное число ошибок (СО), совершенных в процессе решения теста животными каждой из изученных групп, было ниже, чем предсказывают программы, имитирующие случайный поиск (табл. 2). Необходимо отметить, что этот показатель практически одинаков у крыс, врановых птиц и приматов.

У врановых была обнаружена заметная вариабельность показателя СО, как индивидуальная, так и между видами. Достоверно значимые отличия от случайного уровня по СО были обнаружены только у ворон и галок (рис. 2). Наибольшее число ошибок делали грачи, их показатели достоверно превышали значения для серых ворон ($t_{29} =$

Таблица 2

Средние значения показателей ($\pm$ ошибка средней) выполнения
теста Ревеша-Крушинского у животных разных групп

Группа	Крысы	Врановые	Обезьяны	«Случ. поиск 1»	«Случ. поиск 2»
п	40	44	22	35	37
Сумм. ошибка СО	52.05 $\pm$ 1.72 ^{***} _{###}	55.57 $\pm$ 1.64 ^{***} _{###}	55.68 $\pm$ 2.84 ^{***} _{###}	68.66 $\pm$ 1.39	68.24 $\pm$ 1.79
Сумм. ошибка СО (мин-макс)	32–75	34–83	26–79	47–91	50–104
Доля выборов в «прежней» зоне (%%)	71.33 $\pm$ 2.8 ^{***} _{###}	74.46 $\pm$ 2.55 ^{***} _{###}	69.92 $\pm$ 4.49 ^{**} _{##}	57.37 $\pm$ 0.79	58.53 $\pm$ 1.32
Ошибка 1-го выбора в «прежней» зоне	3.16 $\pm$ 0.20 ^{***} _{###}	3.32 $\pm$ 0.18 ^{***} _{###}	3.54 $\pm$ 0.28 ^{***} _#	4.85 $\pm$ 0.20	4.40 $\pm$ 0.24
Ошибка 1-го выбора в новой зоне	3.46 $\pm$ 0.21	3.21 $\pm$ 0.22	2.72 $\pm$ 0.19 ^{***} _#	3.76 $\pm$ 0.16	3.49 $\pm$ 0.21
Ошибка 1-го выбора	3.44 $\pm$ 0.15 ^{***} _{##}	3.49 $\pm$ 0.14 ^{***} _#	3.40 $\pm$ 0.22 ^{***} _#	4.33 $\pm$ 0.15	3.99 $\pm$ 0.12

Отличия показателей групп и «случайного поиска 1» (t-критерий Стьюдента, * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$), а также «случайного поиска 2» (# — $p < 0.05$, ## — $p < 0.01$, ### — $p < 0.001$) достоверны.

2,24, $p < 0,04$) и галок ($t_{11} = 2,93$, $p < 0,02$). Доля точных выборов варьировала от 14 % (галки) до 6—8 % у сорок, соек и грачей, у ворон она составляла 11 %.

Вариабельность показателя СО была высока и у обезьян, но малочисленность групп (от 1 до 4 особей каждого вида) не дает возможности в полной мере сравнивать показатели разных видов. Анализ СО у объединенных групп высших и низших обезьян позволяет говорить о том, что оптимизацию поиска наблюдали и у тех, и у других (рис. 2). Достоверных различий между этими группами, так же как и особенностей объединенной подгруппы (обезьян рода *Macaca sp.*), в том числе и с учетом пола приматов, не обнаружено.

Необходимо отметить, что у крыс, врановых и обезьян, в отличие от «случайного поиска», число ошибок изменялось по мере предъявления теста. Дисперсионный двухфакторный анализ количества ошибок в каждом из 10 предъявлений (с 3-го по 12-е) у этих трех групп животных выявил только эффект номера предъявления ($F_{(9)} = 6,4$,

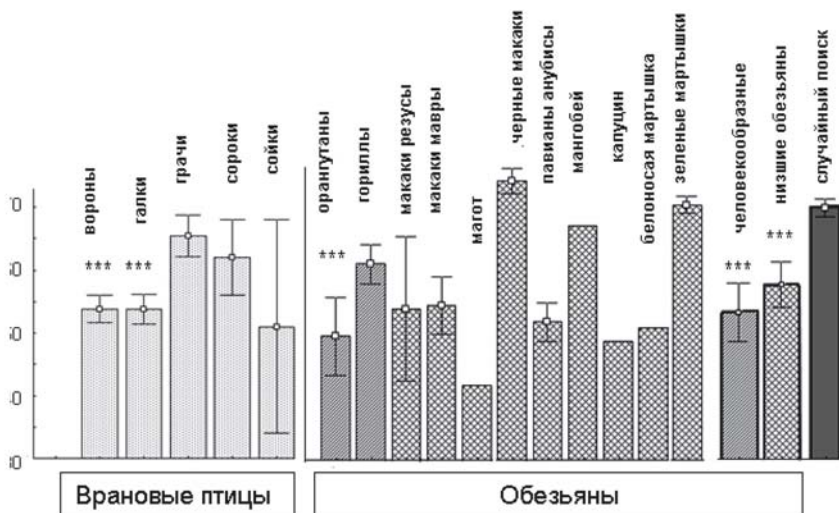


Рис. 2. Показатели успешности поиска у птиц и обезьян разных видов (среднее $\pm$ ошибка средней). По оси ординат — суммарное число ошибок (СО). Показатели групп достоверно, по t -критерию Стьюдента, отличаются от уровня «случайного поиска» (***, $p < 0.001$).

$p < 0,001$), различий по группам и взаимодействия факторов не обнаружено. Количество ошибок снижалось к 4—5-му предъявлениям до уровня, в среднем, около 4,5, после чего увеличивалось, достигая максимума, соответствующего случайному уровню 6,5, при 11—12-м предъявлении.

Анализ частоты всех выборов цилиндров в новой и «прежней» зоне показал, что животные запоминали местоположение приманки и снова искали ее там, где ранее уже находили. Об этом свидетельствует статистически значимое предпочтение таких выборов. Это обнаружено у крыс, птиц и обезьян (в меньшей степени у низших, см. ниже) (табл. 2). Однако ни в одной группе не было обнаружено корреляций показателей СО и доли всех выборов цилиндров в «прежней» зоне. У серых ворон таких реакций в среднем было 75 % (превышение случайного уровня в 57 % — достоверно при $p < 0,001$), у галок — 72 % ($p < 0,001$), грачей — 78 % ($p < 0,001$), сорок — 66% ($p < 0,005$), а у соек — 86 %. Орангутаны предпочитали места, где корм был найден ранее, в 84 % случаев, гориллы — в 74 % (разница видов недостоверна, в обоих случаях превышение случайного уровня достоверно, $p < 0,001$). Для низших обезьян этот показатель составлял 66 %, что несколько превышало случайный уровень ($p < 0,05$). Разница показателей для человекообразных и низших обезьян статистически не достоверна. Необходимо отметить очень низкие (менее 40 %) значе-

ния этого показателя у двух макаков-резусов и у одного павиана, в то же время, частота выборов в «прежней» зоне у двух макаков-мавров и у марышек (белоносы и зеленой) превышала 80 %. Самки и самцы обезьян по этому показателю не различались.

Анализ точности первого выбора по показателю ОПВ (см. выше) и по частоте встречаемости ошибок разной величины позволил выявить ряд существенных фактов.

В связи с различной успешностью поиска спрятанной приманки в начале и в конце теста, анализ ошибок ОПВ провели в первой (с 3-го по 6-е предъявление ряда цилиндров) и во второй его фазе (с 7-го по 12-е предъявление).

В первой фазе опыта крысы и врановые часто начинали выбор с цилиндров, где корм был ранее. Такие реакции составляли, соответственно, 43 и 45 % от всех выборов, что достоверно отличалось от 30 % уровня «случайного поиска» ($p < 0,001$ в обоих случаях). При этом у крыс в 42 % случаев — это выборы цилиндра, где корм был найден только что, в предыдущей попытке. Врановые избегали таких выборов и чаще искали корм там, где он был еще раньше (ОВП = 2). Величины ошибок в «прежней» зоне были ниже случайного уровня только у крыс (здесь и далее, оценка по критерию Манна-Уитни, $Z = 2,53$, $p < 0,02$) и превышали показатели врановых ($Z = 2,05$, $p < 0,04$). То есть, хотя и крысы, и врановые начинали поиск с тех цилиндров, где корм был ранее, выбор крыс был точнее, ближе к цели. Такие различия крыс и обезьян не достигали статистически значимого уровня ($p = 0,09$). В отличие от крыс и врановых птиц, у обезьян при первом выборе цилиндра не было обнаружено предпочтения какой-либо из зон, новой или «прежней». Однако в новой зоне выбор у них был точнее, доля значений ОПВ от 0 до 2 составляла 61 %, что выше, чем при «случайном поиске» (31 %, $p < 0,005$). У врановых этот показатель (46 %) также был несколько выше случайного уровня ($p < 0,05$). У крыс такие ответы отмечены в 40 % случаев. Только у обезьян величины ОПВ в новой зоне были достоверно ниже случайного уровня ($Z = 3,02$, $p < 0,003$).

Во второй фазе эксперимента, когда приманка была уже найдена в 6 цилиндрах ряда, различия групп по предпочтениям первого выбора нивелировались. Все животные начинали поиск приманки с мест, где находили ее ранее в 75—77 % случаев, что лишь незначительно превышало случайный уровень 69 % ($p < 0,2$). Оптимизация поиска в этом случае у всех групп достигалась за счет избегания выборов удаленных от цели цилиндров. В «прежней» зоне доля значений ОПВ от 4 и более у крыс (48 %, $p < 0,002$) и врановых (51 %, $p < 0,005$) была

ниже случайного 65% уровня. У обезьян такие выборы встречались в 54 % случаев. Величины ОПВ в «прежней» зоне не различались в разных группах и были ниже случайного уровня и у крыс ($Z = 3.17$, $p < 0,002$), и у врановых ($Z = 2,79$, $p < 0,006$), и у обезьян ($Z = 2,14$, $p < 0,04$). В то же время, в новой зоне врановые и обезьяны выбирали цилиндры, далеко отстоящие от целевого (ОПВ ≥ 3), реже случайного уровня (38 %) в 16 % ($p < 0,01$) и 15 % ($p < 0,05$) случаев, соответственно. У крыс такие выборы составляли 22%. Величины ОПВ при выборе новых цилиндров отличались от случайного уровня только у врановых ($Z = 2,34$, $p < 0,02$), у обезьян выявлена лишь аналогичная тенденция ($Z = 1,89$, $p < 0,06$).

Таким образом, во второй фазе эксперимента крысы не изменили стратегию поиска, они эффективно искали приманку только со стороны тех мест, где она была ранее. Врановые действовали успешнее, чем в первой фазе опыта, как в «прежней», так и в новой области. Обезьяны к концу эксперимента нередко меняли стратегию с достаточно точного выбора в новых местах, на поиск приманки на прежнем месте, не столь точный, как у врановых и крыс.

Для оценки индивидуальных и видовых особенностей для каждого животного рассчитывали усредненные по предъявлениям с 3-го по 12-е значения ОПВ отдельно для «прежней» и новой зон. Отметим, что в «прежней» зоне показатели групп были сходны и достоверно отличались от уровня «случайного поиска» (табл. 2). В то же время, только у обезьян точность первого выбора в новой зоне была значительно выше случайного уровня и выше показателей крыс ($p < 0,02$). Величины таких ошибок у врановых были несколько выше, чем у обезьян и ниже, чем у крыс.

Сравнение видов показало, что усредненные значения ОПВ для «прежней» зоны у серых ворон были достоверно ниже случайных значений (рис. 3). У других видов птиц, за исключением соек, эти показатели были достоверно ниже случайных значений только при сравнении со «случайным поиском 1» (рис. 3). Значимые различия между видами обнаружены не были. При поиске в новой зоне наиболее точными были галки, но значимых межвидовых различий найдено не было.

У обезьян наименьшие значения усредненных ОПВ для «прежней» зоны отмечены у горилл и макак резусов (рис. 3). В новой зоне наиболее точными были орангутаны. Другие видовые различия невозможно оценить из-за малых выборок. Для объединенной группы макак разных видов ($n = 9$) показаны более низкие, по сравнению со случайным уровнем, величины ОПВ для «прежней» ($p < 0,02$) и новой зон ($p < 0,005$, достоверно при сравнении со «случайным по-

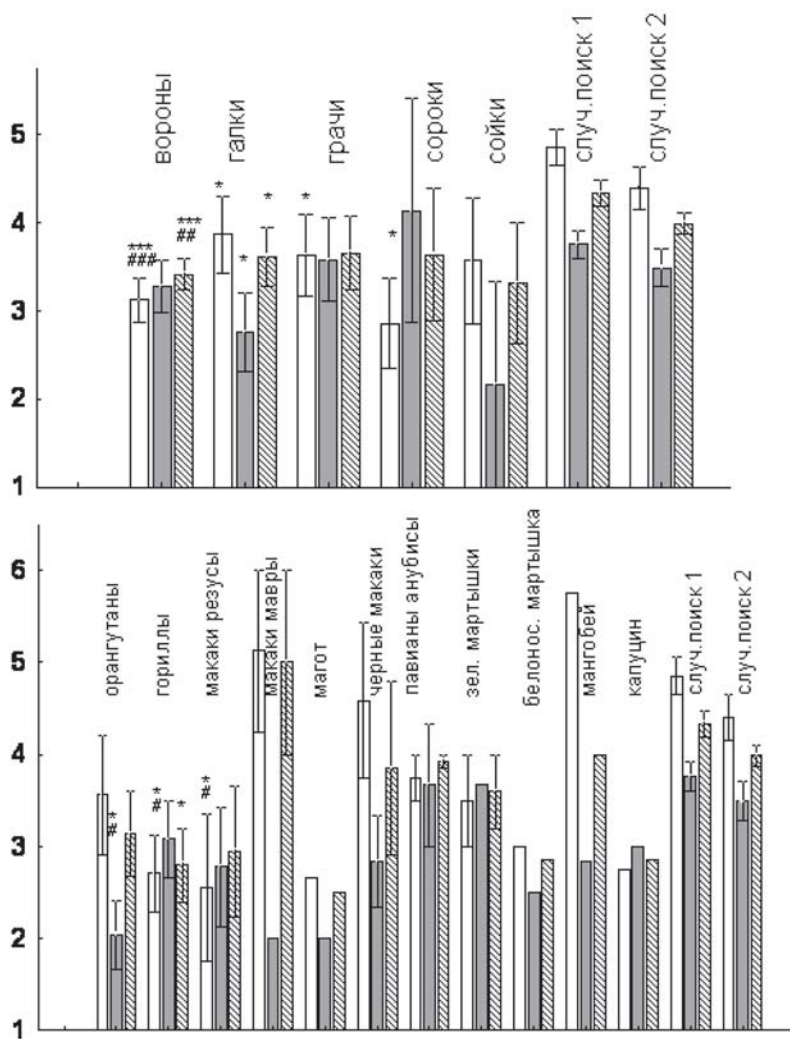


Рис. 3. Показатели (среднее $\pm$ ошибка средней) ошибок первого выбора (ОПВ) у птиц (верхний график) и обезьян (нижний график). Белые столбики — показатели ОПВ в «прежней» зоне, серые — в новой зоне, со штриховкой — показатель ОПВ без учета зон. По оси ординат даны значения величины ошибки.

Отличия показателей групп от «случайного поиска-1» достоверны при $p < 0.05$ (*) и $p < 0.001$ (**). Отличия показателей групп от «случайного поиска-2» достоверны при $p < 0.05$ (#) и $p < 0.001$ (##).

иском 1»). Достоверных отличий этих групп от других не выявлено. У человекообразных обезьян средние величины ОПВ в «прежней» зоне составляли $3,28 \pm 0,46$, у низших обезьян — $3,64 \pm 0,35$ (в обоих

случаях достоверное отличие только относительно «случайного поиска 1», $p < 0,01$). В то же время, в новой зоне эти значения у человекообразных обезьян были $2,39 \pm 0,34$ ($p < 0,01$ и $p < 0,05$ относительно «случайного поиска 1 и 2»), у низших обезьян — $2,87 \pm 0,22$ ($p < 0,01$, только относительно «случайного поиска 1»). Различия между человекообразными и низшими обезьянами недостоверны. Не обнаружено половых различий по значениям ОПВ у человекообразных обезьян, тогда как у низших эти особенности проявились: самцы были точнее самок. Наибольшая разница была отмечена по показателю в новой зоне: у самцов — $2,22 \pm 0,21$, у самок — $3,43 \pm 0,19$ ($p < 0,002$). Аналогичная тенденция отмечена по ОПВ в «прежней» зоне ($3,06 \pm 0,42$ и $4,1 \pm 0,49$, соответственно), у самцов была меньше и величина ОПВ без учета зоны поиска: $2,93 \pm 0,34$ и $4,03 \pm 0,35$ ($p < 0,05$).

У всех групп животных обнаружена достоверная положительная корреляция индивидуальных усредненных значений ОПВ (без учета зон) и показателя СО, что свидетельствует о том, что точность первого выбора в значительной степени определяет успешность дальнейшего поиска у всех животных (табл. 3).

Таблица 3.

**Корреляции суммарного числа ошибок (СО)
и показателей точности первого выбора (ОВП)**

Показатель ошибки первого выбора	крысы		врановые		обезьяны		«случайный поиск 1»		«случайный поиск 2»	
	n=40		n=44		n=22		n=35		n=37	
	г	р	г	р	г	р	г	р	г	р
По всем зонам	0.45	0.005	0.51	0.001	0.52	0.020	0.12	0.50	0.05	0.77
В «прежней» зоне	0.52	0.001	0.35	0.020	0.57	0.006	0.08	0.63	0.08	0.65
В новой зоне	0.24	0.180	0.48	0.004	0.43	0.065	0.29	0.09	0.11	0.52

г — коэффициент корреляции, корреляции достоверны при $p < 0.05$ и ниже

Аналогичная корреляция была выявлена для выборов в зоне прежнего нахождения приманки (рис. 4; табл. 3). В то же время статистически значимая корреляция точности выбора в новой зоне и СО отмечена только у врановых. Сходную тенденцию наблюдали у обезьян. Слабее всего такая корреляция проявлялась у крыс, отличия от других групп недостоверны ($p > 0,2$). Необходимо отметить, что корреляции усредненных значений ОПВ для новой и «прежней» зоны не

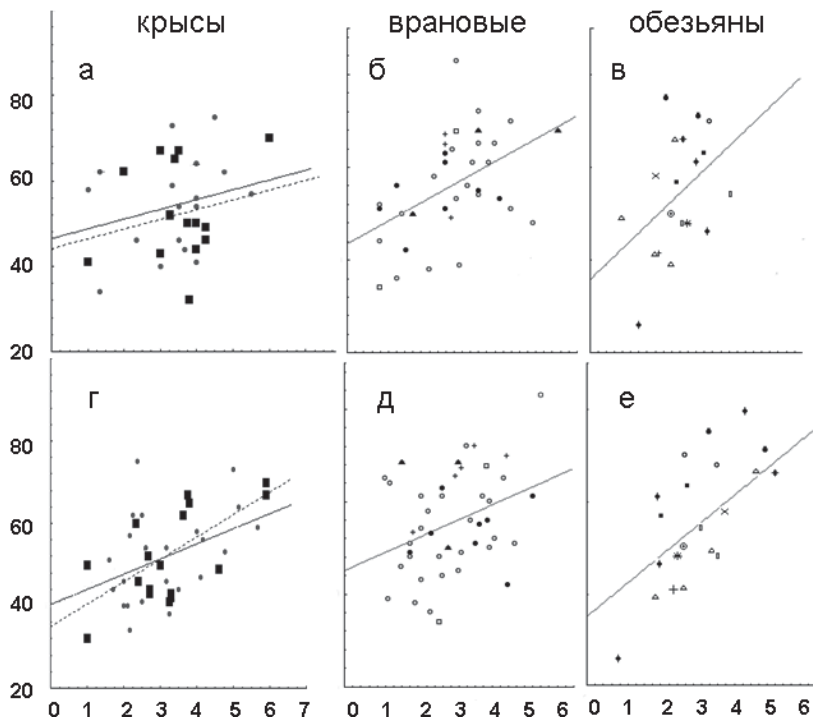


Рис. 4. Соотношение величины ошибки первого выбора (ОВП) и успешности выполнения теста Ревеша-Крушинского у крыс (а,г), врановых птиц (б,д) и обезьян (в,е). Графики рассеяния (по оси абсцисс — величина ошибки ОВП, по оси ординат — суммарное число ошибок СО) и линии регрессии приведены отдельно для ОВП в новой зоне — верхний ряд (а,б,в) и в «прежней» зоне — нижний ряд (г,д,е). Показатели крыс пасюков обозначены белыми кружками и сплошной линией, крыс Вистар — темными квадратами и пунктирной линией. Врановые птицы: белые кружки — вороны, темные кружки — галки, крестики — грачи, темные треугольники — сороки, белые квадраты — сойки. Обезьяны: orangутаны — светлые треугольники, гориллы — темные квадраты, макаки резусы — темный круг с вертикальной чертой, макаки маеры — символ «х», магот — крест, черные макаки — черные «капли», анубисы — светлые прямоугольники, зеленые мартышки — маленькие светлые кружки, белоногая мартышка — большой белый круг с темным центром, мангобей — темный овал с горизонтальной чертой, капуцин — звездочка.

обнаружено, в том числе у врановых и обезьян. Этот факт позволяет предположить, что поиск в этих разных зонах осуществляется независимо. Точный поиск на прежних местах обычно не сопровождался точным подходом к новым цилиндрам при следующих предъявлениях теста и наоборот.

Очевидно, что на выполнение теста могла влиять склонность животных к стереотипному выбору 3 и более соседних цилиндров одного за другим. Доля таких выборов составляла около 48 % у птиц и обе-

зьян. Показатель стереотипности у крыс был несколько выше 56 % ($p < 0,08$). При «случайном поиске» такие выборы составили лишь 3 %.

Из птиц наибольшие значения стереотипии отмечены у грачей — $69,26 \pm 3,94$, что достоверно превышает показатель ворон $45,95 \pm 3,98$ ($p < 0,02$). У галок он был несколько выше, чем у ворон, а разница с показателями грачей не достигает значимого уровня ($55,86 \pm 4,73$, $p < 0,08$). Эти значения у соек и сорок составляли, в среднем, $38,97 \pm 18,38$ и $26,37 \pm 16,22$. У антропоидов, по сравнению с низшими обезьянами, уровень стереотипии был достоверно выше ($p < 0,01$): $68,0 \pm 6,35$ и $40,03 \pm 5,59$, соответственно. Однако корреляция долей стереотипных ответов и показателей СО у животных разных систематических групп не была выявлена, за исключением грачей ($r = 0,96$, $p < 0,01$) и антропоидов ($r = 0,89$, $p < 0,02$). В обоих случаях такое поведение способствовало увеличению числа ошибок.

В ряде случаев было отмечено, что после первого неточного выбора последующий выбор животные совершали ближе к целевому цилиндру. Такая «коррекция» могла повысить эффективность поиска. Для оценки влияния этого фактора использовали показатель направления (без учета зон), оценивающий долю выборов в направлении «к цели». Доля правильного направления составила у крыс $70,77 \pm 3,05\%$, у птиц $63,09 \pm 2,88\%$, и $56,44 \pm 3,38\%$ у обезьян (отличие от крыс достоверно при $p < 0,005$). Обнаружено, что у крыс и врановых значение этого показателя достоверно коррелировало с величиной СО ($r = -0,36$, $p < 0,03$ и $r = -0,36$, $p < 0,02$, соответственно). То есть у этих животных, в отличие от обезьян, большая частота второго выбора в сторону целевого цилиндра сопровождалась успешностью поиска.

Доля направления зоны выбора в сторону цели в «прежней» зоне составляла у животных около 60 % и не различалась по группам. В отличие от этого в новой зоне среднее значение доли правильного направления у обезьян ($49,47 \pm 7,87\%$) было несколько ниже, чем у крыс ($64,69 \pm 6,25\%$) и у врановых ($68,38 \pm 5,55\%$, $p = 0,054$). У врановых отмечена значимая корреляция со значениями СО и, отдельно, для выборов в «прежней» зоне ($r = -0,39$, $p < 0,01$).

Таким образом, успешность выполнения теста у крыс и врановых определяется не только точным первым выбором, но и поиском в направлении целевого цилиндра, тогда как у обезьян поиск велся по-иному, выбор у них, по-видимому, меньше, чем у крыс и ворон, определялся информацией о недавнем местонахождении приманки.

Возвращаясь к исходному показателю СО, напомним, что его значения, не превышающие 46, рассматривались как достоверно отличающиеся от уровня «случайного» блуждания (образцы индивиду-

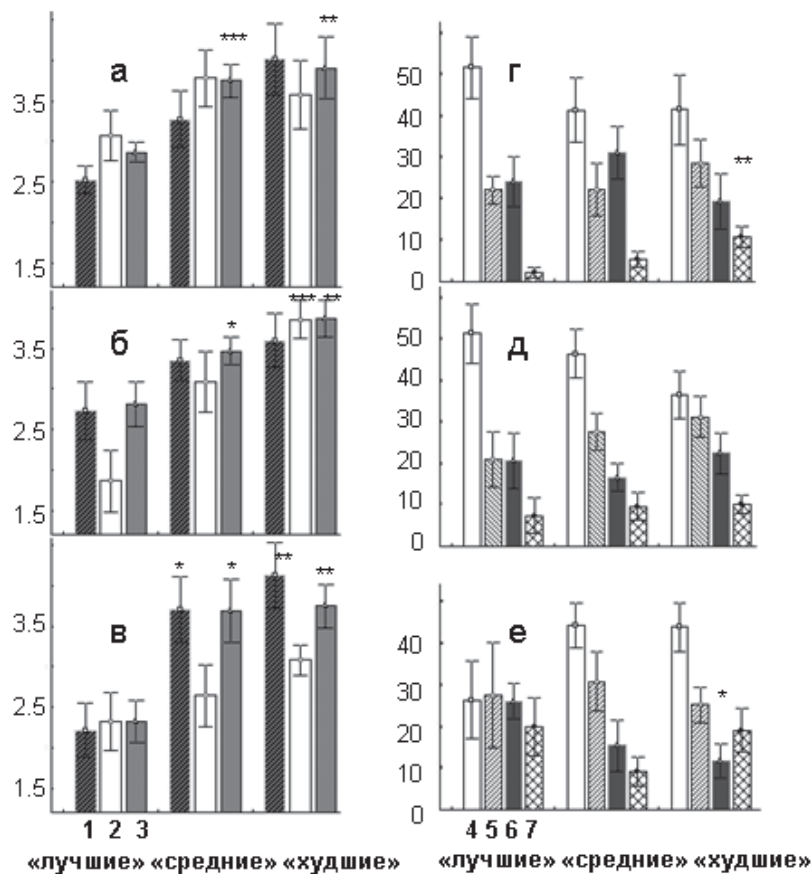


Рис. 5. Показатели успешности поиска приманки у «лучших», «средних» и «худших» представителей крыс (верхний ряд, а, г), врановых птиц (средний ряд, б, д) и обезьян (нижний ряд, в, е).

Слева (а, б, в) — графики средних ошибок первого выбора (ОВП), здесь 1, 2, 3 по оси абсцисс — ошибки в «прежней», новой зонах и ошибки без учета зоны поиска. По оси ординат — величины ОВП.

Справа (г, д, е) — показатели коррекции первого выбора (г, д, е). Здесь 4, 5, 6 и 7, соответственно, средние значения частоты выборов из «прежней» зоны в сторону цели, из «прежней» зоны от цели, из новой зоны к цели и из новой зоны от цели. По оси ординат даны значения долей (% от общего числа выборов).

Звездочками помечены достоверные отличия от показателей «лучшей» группы, * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$.

альных «схем решения» представлены на рис. 1). Для оценки показателей ОПВ и направления поиска у таких животных и сравнения их с теми, что были у менее успешных особей, каждую из групп крыс, птиц и обезьян распределили на 3 подгруппы («лучшие» $CO \leq 46$,

«средние» $46 < CO \leq 60$, «худшие» $CO > 60$). У обезьян группу лучших ($n = 5$, 23 %) составили 2 орангутана (самец и самка) и 3 макака — 2 резуса (самец и самка) и магот (самец). У врановых ($n = 9$, 20 %) в этой группе было 7 ворон, галка и сойка. Наихудшие показатели среди обезьян ($n = 9$, 41 %) были отмечены у орангутана, гориллы (оба самцы), у 2 макаков резусов (обе самки), 2 черных макаков обоего пола, у мангобея (самка) и 2 зеленых мартышек (самец и самка). У врановых эта группа ($n = 17$, 39 %) включала 8 ворон, 2 галки, 4 грача, 2 сороки и сойку. У крыс «лучшую» группу составили 16 животных (40%), среднюю — 14 (35%), худшую — 10 особей (25 %). Доля успешно решивших тест крыс достоверно превышала долю таких (успешных) особей у врановых ($p < 0,05$).

У крыс успешность решения теста определялась главным образом более точным выбором мест, где приманка была ранее (рис. 5а). Для «лучших» представителей врановых характерен более точный выбор в новой зоне (рис. 5б). «Лучшие» представители обезьян точно осуществляли первый выбор как со стороны уже выбранных цилиндров, так и новых (рис. 5в). Необходимо отметить, что менее «успешные» особи отличаются от них, главным образом, низкой точностью выбора в «прежней», но не в новой зоне (рис. 5в). Во всех группах не было обнаружено различий «успешных» и «неуспешных» животных по показателю стереотипности и по частоте поиска приманки в «прежней» зоне. В то же время, у крыс и врановых для «успешных» животных при ошибочном первоначальном выборе отмечен последующий корректирующий выбор в сторону целевого цилиндра (рис. 5г и 5д).

Таким образом, хотя по показателю СО крысы, врановые и обезьяны не различались, однако по способам оптимизации поиска у каждой из групп были выявлены свои особенности. Крысы оперировали преимущественно информацией о месте предыдущего расположения приманки, они достаточно точно осуществляли первый выбор в зоне недавнего ее обнаружения, но редко искали корм на новом месте. Поиск обезьян при первом выборе был меньше привязан к местам, где приманка была найдена ранее. Они достаточно точно искали корм под новыми цилиндрами, рядом с целевым. Многие обезьяны осуществляли поиск в местах прежнего нахождения корма, но он был менее эффективен, чем у крыс, особенно при увеличении числа таких мест. У врановых, как и у обезьян, были отмечены точные первые выборы новых цилиндров, но в отличие от этого, у них было больше возможности коррекции неправильных выборов в «прежней» зоне. Была также выявлена высокая индивидуальная вариабельность в особен-

ностях выполнения теста. Среди животных всех исследуемых групп были особи, которые использовали разные стратегии поиска.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали проведенные исследования, крысы, врановые птицы и обезьяны не улавливают точного правила перемещения приманки, что приводит к большому количеству ошибок при ее поиске. Очевидно, что ТРК оказался более сложным для животных, чем тест на экстраполяцию направления движения приманки, несмотря на черты сходства в логической структуре обеих задач. И тот, и другой тесты оценивают у животных и человека способность к экстренному улавливанию правила перемещения приманки и к использованию этого правила для оптимального ее поиска. Однако в структуре этих тестов имеются и существенные различия, а это заставляет предполагать, что их решение может происходить с использованием разных когнитивных механизмов.

В тесте на экстраполяцию, в отличие от ТРК, животное исходно видит приманку и видит направление ее перемещения на начальном отрезке траектории. После этого приманка скрывается из поля их зрения. Иными словами, в этом тесте животному предлагается перцептивная «подсказка», которую оно может использовать для формирования мысленного представления о передвижении корма на скрытом от взора участке. Несмотря на это, с данной задачей не все животные справляются успешно, среди них были куры, голуби, мыши и крысы лабораторных линий, тогда как врановые птицы успешно решали задачу на экстраполяцию, то есть были способны прогнозировать будущее местонахождение приманки. Кроме того, они были способны к решению и других сложных тестов [Крушинский др. 1979; Зорина и др. 2007; Зорина, Обозова 2011]. Тем не менее, успешность решения ТРК этими птицами оказалась не выше, чем у крыс-пасюков и крыс Вистар, способность к экстраполяции которых была весьма ограничена. Она была выявлена только у диких крыс пасюков и их гибридов с лабораторными крысами. При этом оказалось, что высокие показатели решения этого теста были только при первом предъявлении теста, тогда как при его повторении крысы не использовали информацию о направлении движения приманки, а искали ее либо на прежнем месте, либо чередовали направления поиска независимо от того, куда она передвигалась. Врановые птицы, в отличие от крыс, могли успешно решать тест на экстраполяцию и при повторных предъявлениях, по-

видимому, используя в качестве ведущей информацию о направлении движения приманки, а не о месте ее предыдущего нахождения. Этот факт позволяет предположить, что для этих птиц информация о прежнем месте нахождения приманки была менее значима для принятия решения, чем для крыс. Правильность такого предположения подтвердили и наши эксперименты. Несмотря на то что все протестированные нами группы животных в значительной степени предпочитали поиск корма в «прежней» зоне, врановые птицы (как и обезьяны), в отличие от крыс, первый выбор в новой зоне часто делали достаточно точно, тогда как крысы при таком поиске действовали случайным образом. И у птиц, и у обезьян, в отличие от крыс, не было предпочтения первого выбора цилиндра в том месте, где корм был только что, т.е. при предыдущем предъявлении ряда. Все это свидетельствует о разных механизмах поиска приманки у исследованных нами животных разных видов.

Здесь нельзя не упомянуть о том, что хотя структура теста была в целом одинакова для всех животных, тем не менее, имелись некоторые методические особенности для разных видов. В частности, в опытах с обезьянами ряд цилиндров размещали на столе перед животными, тогда как в опытах с остальными животными цилиндры стояли на полу экспериментальной камеры, так что первые выбирали цилиндры руками, а остальные перебегали по полу от цилиндра к цилиндру¹. Исследований способности к экстраполяции обезьян по стандартизированной методике Л. В. Крушинского проведено не было. Тем не менее, имеется ряд доказательств, свидетельствующих о наличии у них таких способностей. Так, в экспериментах, где использовали компьютерные установки для «стрельбы» по исчезающим мишеням, движущимся по закономерной траектории, было показано, что макаки-резусы способны прогнозировать будущее местоположение мишеней [Washburn, Rumbaugh 1992; Fillion et al. 1996]. В экспериментах с использованием сенсорного экрана шимпанзе успешно «предугадывали» будущее расположение мишени, перемещая к ней пальцем объект на мониторе [Iversen, Matsuzawa 2003]. Сходные данные о способности низших обезьян к экстраполяции получил Л. А. Фирсов [Фирсов и др. 1979].

Врановые птицы и обезьяны справлялись и с другим типом сложных задач, требующих способности к улавливанию факта перемещения на новое место невидимого объекта (*invisible displacement task*, 6-я стадия по Пиаже [Piaget 1954]; см. также [Call 2000; 2001; 2003]. В этом

¹ В то же время маловероятно, чтобы способ выбора определял сам выбор по сути. И крысы, и вороны легко поднимали цилиндры и свободно перемещались в пространстве.

случае, в отличие от ТРК, животные видели как саму приманку, которую экспериментатор на их глазах скрывал в непрозрачном контейнере, так и перемещение контейнера со спрятанной в нем приманкой, который передвигали на другое место в поле зрения животного. Предполагается, что для решения данной задачи требуются способности к мысленному представлению скрытой приманки и, на основе «непрямой» информации, к заключению о ее перемещении в новое место. То есть животные должны были быть способны мысленно оперировать образом исчезнувшей приманки. Такая способность может базироваться на улавливании животными «эмпирических» законов неисчезаемости и перемещаемости [Крушинский 1986/2009].

Серые вороны [Крушинский и др. 1979; Лазарева 2001], сороки [Pollok et al. 2000], европейские сойки [Zucca et al. 2007] и вороны [Bugnyar et al. 2007] успешно решали подобные тесты.

Многочисленные эксперименты на обезьянах (для обзора см. [Tomasello, Call 1997], а также [Albiach-Serrano et al. 2010; Beran et al. 2005; Call 2000; 2003; Barth, Call 2006]) позволяют утверждать, что они также способны решать такие тесты, хотя обнаружение объекта, скрываемого в контейнере, который потом передвигают (тест на «перемещаемость» по Л. В. Крушинскому, или 6-я стадия по Пиаже) — достаточно сложная задача даже для этой высокоорганизованной группы млекопитающих, требующая, по мнению исследователей, мысленной реконструкции перемещения физически невоспринимаемого объекта.

Такие возможности врановых птиц и обезьян в значительной степени оказались нереализованными в ТРК, вероятно, из-за сложности реконструкции направленного смещения положения приманки. В данном случае исходной может быть только дискретная информация о том, где и когда приманка была ранее обнаружена. При этом животные не видели, как приманку прятали под цилиндром, а должны были ее обнаружить там. В тестах, описанных нами выше, движение объекта, самой приманки или контейнера с ней происходило реально в поле зрения животного. В нашем случае «вычисление» направления и шага перемещения невидимой приманки без каких-либо подсказок о реальном смещении ее положения, несомненно, оказалось сложным для животных, особенно учитывая то, что тест был для них новым.

Хотя способность животных к улавливанию направления и шага изменения положения корма в условиях ТРК весьма ограничена, но ряд фактов не позволяет полностью отрицать ее наличие. Отдельные особи среди животных разных систематических групп были способны

решить задачу, — несколько раз подряд они точно выбирали целевой цилиндр, — эти наблюдения были сделаны и другими исследователями. Так, в экспериментах, проведенных в 1960-е гг. С. Л. Новоселовой, шимпанзе Султан в одном из опытов безошибочно нашел все приманки, хотя до этого действовал не столь успешно [Новоселова 1997; Бого-явленская; Новоселова 2007]. Этот факт подтверждает наши данные о том, что в отдельных случаях приматы могут решать этот тест.

Тест Ревеша-Крушинского сложен и для человека. Не все дети и не все взрослые люди способны понять структуру задачи и решать ее безошибочно [Крушинский и др. 1983]. С. Л. Новоселова писала: «Эта методика привлекла в свое время внимание А. Р. Лурии, который в своих опытах, проведенных совместно с А. Г. Поляковой, убедился, что указанную выше задачу могут решить только дети [*а не обезьяны*], да и то — говорящие, т. е. трех-четырех лет» [1997: 89]. Позднее в [Крушинский и др. 1983] в серии экспериментов с детьми разного возраста показано, что эта возрастная граница выше и составляет 6—7 лет. Необходимо отметить, что задачу Пиаже [Пиаже 1969] на отыскание невидимого объекта при его перемещении дети решали уже с двухлетнего возраста [Piaget 1954; Call 2001].

Можно предположить, что взрослые люди и дети в возрасте 6—7 лет могли подсчитывать положение, порядковый номер целевого цилиндра в ряду, начиная от конца ряда. В этом случае задача могла решаться принципиально другим способом, путем оперирования рядом чисел, возрастающих закономерно, с шагом, равным единице. В этом случае не требуется запоминания положения приманки в пространстве и времени ее нахождения, достаточно запомнить порядковый номер текущей целевой позиции в ряду. Прогнозирование в данном варианте осуществляется уже на основе логического правила поиска приманки под цилиндром с порядковым номером, превышающим предыдущий на единицу. Способности к счету у животных достаточно ограничены [Зорина и др. 2001], что может препятствовать решению задачи подобным образом. Кроме того, как показали наши контрольные эксперименты [Плескачева и др. 1998], животные, по крайней мере, крысы, запоминали, где находится приманка, по ее абсолютному местоположению в пространстве, а не по относительному положению в ряду цилиндров или порядковому номеру.

Тем не менее, многие особи всех исследованных видов способны к быстрой оценке происходящих в ходе теста событий и к определенной оптимизации поведения, что приводит к уменьшению числа ошибок по сравнению со «случайным поиском». Эта способность проявляется «сходу», так как в представленной работе мы оценивали

показатели только первого эксперимента. Следует напомнить также, что весь тест занимал минуты.

Проведенный анализ ошибок показал, что животные разных систематических групп используют универсальную и достаточно простую стратегию — ищут приманку в тех местах, где она была ранее, и рядом с ними. То есть в предложенных экспериментальных условиях часто реализуется стратегия win-stay («выиграл-останься»), а не более адекватная в данных условиях стратегия поиска win-shift («выиграл-перейди»). Такая стратегия легко реализуется животными разных систематических групп в радиальном лабиринте, где небольшая приманка расположена в концах расходящихся из центра рукавов ([Плескачева и др. 2008; Olton, Samuelson 1976; Olton et al. 1981; Lipp et al. 2001] и др.). Проявлению стратегии win-stay в ТРК, несомненно, способствует его структура: новое местоположение приманки находится рядом с тем, где она только что была найдена животным.

Поиск в местах, где ранее была приманка, способствует быстрому нахождению приманки в новом месте, но соседнем с теми, где уже был корм. Однако при последующих предъявлениях ряда цилиндров число таких мест, связанных с получением корма, увеличивается. Это приводит к уменьшению эффективности поиска целевого цилиндра, так как возрастает число ошибочных выборов в тех местах, где ранее была получена приманка. То, что кормушки располагали недалеко друг от друга в линию, само по себе затрудняло поиск и провоцировало стереотипные выборы соседних цилиндров один за другим. Такое поведение часто наблюдали в наших экспериментах у животных всех исследуемых групп. В том случае, когда животные выбирали первый цилиндр далеко от цели (грачи, антропоиды), такая стратегия способствовала увеличению количества ошибок. Затруднение, связанное с торможением неэффективного поиска в тех местах, где приманка была ранее, несомненно, увеличивало число ошибок даже при наличии хорошей памяти на место получения пищевого подкрепления.

Стереотипный последовательный поиск в соседних кормушках наблюдали у птиц в экспериментах с использованием «аналогов» радиального лабиринта, где кормушки располагали по кругу на полу вольеры [Balda, Kamil 1988]. У крыс такой поиск характерен в радиальных лабиринтах с короткими рукавами и широкой центральной частью, в этом случае расстояние между соседними кормушками было меньше, чем в стандартных лабиринтах [Brown M. 1990]. Стереотипная, в том числе и ошибочная проверка подряд соседних потенциальных мест нахождения корма, расположенных рядом, в линию, отмечена у обезьян при решении задач с невидимым перемещением

приманки [Call 2001; 2001; Barth, Call 2006]. Другое их размещение привело к снижению числа ошибок [Collier-Baker, Suddendorf 2006]. Стереотипные выборы в ТРК были преобладающей стратегией поиска у детей моложе 6 лет. Появление правильных решений (точные выборы три и более раз подряд) в возрасте 6—7 лет сочеталось с резким падением доли стереотипных выборов. Это, вероятно, свидетельствовало о появлении возможности использования более эффективной стратегии, опирающейся на понимание логического правила перемещения скрытого объекта [Крушинский и др. 1983].

Анализ точности первого выбора (ОПВ) показал, что животные всех групп в определенной степени были способны в ходе теста отличать более поздние от более ранних событий (местоположение приманки в ходе последовательных попыток) и использовать эту информацию для определения и коррекции зоны поиска перемещаемой приманки. Эта способность существенно сокращала число ошибок у животных. Однако эта информация была адекватна главным образом для коррекции зоны поиска в «прежней» зоне. В наших экспериментах наилучшим образом это осуществляли крысы и врановые птицы. Способность животных запоминать не только местоположение приманки, но и когда она была обнаружена (или спрятана в кладовку), многократно отмечалась многими исследователями ([Olton, Samuelson 1976; Kesner, Novak 1982; Clayton, Dickinson 1998] и др.). По-видимому, оптимизация поиска в ТРК идет благодаря именно оперированию информацией о том, где и когда была обнаружена приманка. Возможно, за счет этих механизмов животные, хотя и в слабой степени, могут улавливать направление скрытой перестановки невидимой приманки. Невозможность точно запомнить место, где они ранее находили корм, как это было у крыс линии Крушинского-Молодкиной, приводила к большому количеству ошибок в ТРК [Плескачева и др. 1998].

Хорошая пространственная память у различных представителей врановых птиц отмечена многими исследователями [Плескачева и др. 2003; Balda, Kamil 1988; Kamil et al. 1994; Clayton, Dickinson 1998; Emery 2006], см также обзор [Плескачева 2008]. Врановые птицы в экспериментальной ситуации точно запоминали где, когда и что они спрятали [Clayton, Dickinson 1998]. Запасающие на зиму корм врановые птицы успешно отыскивают множество кладовок, как в экспериментальных [Крушинская 1966], так и в природных условиях [Vander Wall, Balda 1981]. Однако экспериментальных данных по пространственной памяти исследуемых нами видов немного. Показано, что серые вороны (*Corvus cornix*) успешно обучались поиску корма в радиальном лабиринте [Плескачева 2008].

Человекообразные обезьяны (шимпанзе) демонстрировали очень хорошую рабочую пространственную память, отыскивая большинство из спрятанных на их глазах человеком приманок (с успешностью, в среднем, 12,5 из 18) [Menzel 1973]. В сходных экспериментальных условиях для низших обезьян (верветки, *Cercopithecus aethiops*) показано, что объем рабочей памяти у них значительно меньше (никогда не посещали более 6 мест закладки приманки) [Cramer, Gallistel 1997], что подтвердило более ранние [Tinkelpaugh 1932] наблюдения о значительных различиях человекообразных и низших обезьян по тому, как много потенциальных мест они могут удержать в памяти, а также данные [Фирсов и др. 1979] о различиях в объеме образной памяти у этих двух групп обезьян.

Так же как и в тестах на способность к экстраполяции, при использовании ТРК не обнаружено значительных различий в поведении врановых разных видов. Однако необходимо отметить, что грачи совершали много ошибок, неточен был и их первый выбор, тогда как галки точнее выбирали цилиндры в новой зоне. Однако небольшие размеры выборок птиц разных видов (за исключением серых ворон) не дают возможности с уверенностью говорить о видовых особенностях решения теста. Грачи в природных условиях способны аккуратно находить семена, высаженные механической сеялкой регулярными рядами (личное сообщение Л. В. Маловичко).

Индивидуальные показатели обезьян, так же как и птиц, значительно варьировали, и это не давало возможности выявить видовые особенности приматов, в частности антропоидов. Можно отметить лишь хорошее выполнение теста орангутанами. В целом нами не обнаружено значительных различий между антропоидами и низшими обезьянами по успешности решения ТРК. В других описанных в литературе экспериментальных ситуациях, когда обезьяны должны были искать скрываемый экспериментатором корм, передвижение которого они видели, и низшие, и человекообразные обезьяны успешно искали приманку, тогда как передвижение скрытой в контейнере приманки нарушало поиск только у низших обезьян: у макак резусов [de Blois, Novak 1994; de Blois et al. 1999], макак других видов (макак-крабод, *Macaca fascicularis* [Natale, Antinucci 1989; Schino et al. 1990], японский макак, *Macaca fuscata* [Natale et al. 1986], у саймири, *Saimiri sciureus* [de Blois et al. 1998]. Орангутаны [de Blois et al. 1998; 1999; Call 2001; Barth, Call 2006], гориллы [Natale et al. 1986; Barth, Call 2006] и шимпанзе ([Call 2001; Barth, Call 2006] и др.) хорошо решали задачи на поиск приманки, скрытой в контейнере и перемещаемой вместе с ним. Степень различия успешности низших и человекообразных обезьян в тестах

подобного рода является предметом дискуссий, некоторые авторы не считают эти отличия значительными. Предполагается, что они могут быть обусловлены лучшими способностями человекообразных обезьян затормаживать побочные реакции, например, поиск в том месте, где корм был найден раньше [Tomasello, Call 1997; Call 2001].

Обнаруженные нами у низших обезьян половые различия по точности первого выбора, которые могут свидетельствовать о лучших показателях рабочей пространственной памяти у самцов, подтверждают данные других авторов. Так, в экспериментах по выбору нового предмета, помещенного среди многих знакомых, самцы макаков-резусов имели лучшие показатели рабочей памяти, чем самки [Lacseuse et al. 2005].

Таким образом, у животных всех исследованных видов происходит оптимизация поиска приманки, скрытно перемещаемой по ряду позиций, на основе оперирования текущей информацией об изменениях ее местоположения. Причем, такая способность проявляется экстренно, в новой ситуации, что отражает высокие адаптивные возможности исследуемых животных. Различия в стратегиях этой оптимизации, по-видимому, отражают как индивидуальные особенности оперирования информацией о местах обнаружения приманки, так и, возможно, большие прогностические способности врановых и обезьян.

ВЫВОДЫ

1. Точное улавливание правила перемещения приманки обнаружено лишь у некоторых немногочисленных особей каждой группы.
2. У всех изученных животных наблюдали оптимизацию поиска приманки, но каждая группа имела свои особенности.
3. Наиболее типична для многих животных стратегия поиска корма в тех местах, где он уже был найден ранее. Эта стратегия доминировала у крыс, которые часто начинали поиск с тех мест, где приманка была только что.
4. Элементы «прогнозирования» (начало точного поиска в новой зоне) отмечены у обезьян, ворон и крайне редко у крыс.
5. У врановых птиц и обезьян отмечена высокая индивидуальная вариабельность используемых стратегий.

Работы поддержаны грантом РФФИ № 01-04-48290, и 04-04-48445.

ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ КОГНИТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ

М. Г. Плескачева, П. А. Купцов, И. В. Лебедев

Успешное существование и, в конечном счете, выживание большинства животных обеспечивается их способностью оптимально передвигаться по территории, избегая при этом потенциальных опасностей. Пространственная когнитивная деятельность животного осуществляется на разных уровнях. Это и формирование представлений о среде при исследовании незнакомой территории, и контроль происходящих в ней изменений, и решение сложных задач оптимального поиска корма, и возвращение на домашний участок и др.

В ходе освоения и исследовательской активности на новой территории животное запоминает ориентиры, тропы, свои маршруты, местоположения ресурсов, потенциально опасные места и другую биологически значимую информацию, привязанную к пространству. Считается, что многие животные способны к формированию так называемых «когнитивных карт» [Tolman 1948; O'Keefe, Nadel 1978], т. е. интегрированных представлений о среде, позволяющих из любой точки данной территории выходить к цели по оптимальному маршруту. В более простых случаях запоминаются тропы, маршруты, пройденное расстояние, повороты, направляющие ориентиры. На основе таких «карт», с учетом степени риска, информации о кормовых и других ресурсах (об убежищах, гнездостроительных материалах и др.) реализуется пространственная когнитивная деятельность более высокого уровня. В частности, способность животного к осуществлению адекватной стратегии поиска, соответствующей типу и количеству корма, его распределению в пространстве, а также срокам, когда этот ресурс доступен. Это обеспечивает ему оптимальную фуражировку (лучший корм и большее его количество, полученное с наименьшими затратами). Определяющую роль в этом случае играет память, а именно рабочая и долговременная референтная пространственная память. Механизмы пространственного обучения такого типа в лабораторных

условиях успешно изучают с использованием радиального лабиринта ([Olton, Samuelson 1976; Crusio et al. 1993] и др., см. также обзор [Плескачева 2008]).

Изучение пространственной когнитивной деятельности представителей разных таксономических групп, проводимое нашей группой, явилось естественным продолжением исследований Л. В. Крушинского. Одним из параметров элементарной рассудочной деятельности животных, по мнению Л. В. Крушинского [1986/2009], является способность к экстраполяции направления движения закономерно перемещающегося и исчезающего из поля зрения животных целевого объекта. Как уже неоднократно упоминалось в статьях настоящей книги, эта способность предполагает возможность оперирования мысленными представлениями (в том числе и пространственными), а на этой основе животное осуществляет планирование оптимального маршрута к цели. В исследованиях способности к экстраполяции животных разных систематических групп, проводившихся Л. В. Крушинским и его коллегами, было показано, в частности, что грызуны (крысы, мыши и полевки) обладают ограниченными способностями к экстраполяции, уступая в этом представителям отряда хищных млекопитающих, а также врановым птицам.

Наиболее трудной оказалась задача поиска приманки в тесте Ревеша-Крушинского, когда она перемещается экспериментатором дискретно, закономерно, но скрытно от животного [Крушинский 1986/2009; Зорина, Салимов 1989; Плескачева и др. 1995; 1998; Плескачева, Зорина 2012]. У животных не обнаружили способности улавливания правила перестановки приманки (направления передвижения и «шага»), тем не менее, некоторая оптимизация поиска осуществлялась путем запоминания места, где корм был найден недавно, и поиску в этом и в соседних местах. Нарушения памяти, наблюдаемые у крыс линии Крушинского-Молодкиной [Плескачева и др. 2002], делали невозможным и такой способ поиска (подробнее об этих исследованиях см. также статью Плескачева, Зорина в этой книге). Проведенные эксперименты показали, что успешность решения сложных пространственных задач определяется, главным образом, способностью животных к оперированию интегрированными пространственными представлениями. Одного лишь запоминания местоположения целевых объектов оказывается недостаточно. Задачи, требующие улавливания закономерности скрытого перемещения целевых объектов, формирования «динамических» представлений [Call 2000], сложны для животных, в том числе и для обезьян [Плескачева, Зорина 2012].

Для дальнейшего изучения механизмов пространственной когнитивной деятельности мы использовали более простые модели, исследуя способность представителей разных таксономических групп к пространственному обучению в условиях, когда животному необходимо запомнить один или несколько целевых объектов, не меняющих свое расположение.

1. ОПЫТЫ В РАДИАЛЬНОМ ЛАБИРИНТЕ

Эксперименты проводили как на животных, продемонстрировавших ограниченные способности в тестах на экстраполяцию (лабораторные крысы Вистар, полевки, куры разных пород и голуби), так и на успешно решавших тест на экстраполяцию и другие сложные когнитивные тесты (серые вороны *Corvus cornix*) [Zorina 1997; Зорина и др. 2007], а также на животных, ранее в этих условиях не тестируемых: цесарки и ежи (*Erinaceus europaeus*).

Рабочую пространственную память и стратегии фуражировки при наличии нескольких невозобновляемых источников корма исследовали в стандартном радиальном лабиринте [Olton, Samuelson 1976] туннельного типа и в разработанном с нашим участием автоматизированном «гигантском» восьмирукавном радиальном лабиринте [Lipp et al. 2001]. Этот уникальный гигантский лабиринт имел рукава длиной 13 м и центральную часть диаметром 2 м. Он обеспечивал свободу передвижения животных разного размера, в том числе и птиц, и потому был удобен для сравнительных исследований. Размещение лабиринта под открытым небом (биостанция «Чистый лес», Тверская область) давало возможность тестируемым животным использовать природные ориентиры.

В радиальном лабиринте приманку раскладывают в концы рукавов, расходящихся в разных направлениях от центральной части, куда высаживают животное. Количество корма таково, что животное съедает его сразу при первом же обнаружении, так что повторное посещение рукава неэффективно, так как приманки в нем уже нет. Такой повторный выбор рассматривается как ошибка рабочей памяти. Уже первые данные Д. Олтона [Olton, Samuelson 1976] показали, что лабораторные крысы хорошо обучаются в радиальном лабиринте, а наши эксперименты подтвердили это и для гигантского радиального лабиринта [Lipp et al. 2001]. Показатели решения данного теста ежами были ниже.

К 8—10-му опыту крысы выполняют поиск приманки практически безошибочно. Как было показано многими исследователями, такой

высокий результат обеспечивается как хорошей рабочей пространственной памятью, так и способностью этих животных к выбору оптимальной стратегии поиска, соответствующей задаче (переключение на поиск корма в другом месте, win-shift, «выиграл-перейди» [Olton, Samuelson 1976]). Имеющаяся в репертуаре животных стратегия возврата на место, где корм был ранее (win-stay), в условиях радиального лабиринта будет приводить к большому количеству ошибок. Тем не менее, такая стратегия позволяла сократить число ошибок в тесте Ревеша-Крушинского, когда новое местоположение приманки находилось рядом с тем, где она была ранее [Плескачева и др. 1995; 1998].

Проведенные исследования позволили дать сравнительную оценку выполнения поиска приманки в гигантском радиальном лабиринте представителями трех отрядов класса птиц (Passeriformes, серые вороны, Galliformes, куры разных пород и цесарки, а также Columbiformes, голуби). Обнаружено, что не только голуби, но и некоторые представители курообразных, несмотря на менее сложное по сравнению с врановыми строение мозга, способны к данной форме пространственного обучения, хотя их показатели заметно ниже, чем у врановых [Lipp et al. 2001; Pleskacheva et al. 2004; Плескачева 2008].

В этом исследовании впервые выявлены не только количественные, но и качественные отличия в пространственном обучении птиц разных отрядов. В отличие от всех других видов, у цесарок за весь период обучения не произошло улучшения показателей выполнения теста — они оставались достоверно ниже, чем у кур и голубей. Применение разработанной нами тестирующей процедуры с частично навязанным выбором, когда животные могли выбирать только между рукавами, где корм уже был найден ими ранее, и единственным новым рукавом, который еще не посещался, показало, чем именно определялись низкие показатели решения теста некоторыми птицами. Оказалось, что причиной ошибок у голубей, кур и, в особенности, у цесарок были не трудности запоминания пространственных ориентиров, а скорее доминирование в их поведении особой стратегии поиска корма (win-stay), которая заставляет их возвращаться к местам ранее полученного подкрепления, несмотря на то, что приманки там уже нет. У ворон такая тенденция в поведении не проявлялась. Эти птицы не только хорошо ориентировались в лабиринте, но и использовали адекватные стратегии обнаружения приманок, совершая минимальное число ошибок.

Таким образом, успешность фуражировки в условиях множественности мест нахождения корма определяется, помимо хорошей пространственной рабочей памяти, стратегической гибкостью в выборе способов его достижения.

Проведенные эксперименты показали, что врановые птицы успешно обучались и в радиальном лабиринте, тогда как неспособные к экстраполяции куры и голуби продемонстрировали и слабую способность к пространственному обучению. В то же время, крысы, несмотря на низкие показатели в тестах на экстраполяцию, практически не делали ошибок в гигантском радиальном лабиринте. Очевидно эти тесты оценивают разные уровни пространственной когнитивной деятельности. Тем не менее, общий высокий когнитивный уровень (например, у врановых птиц) и большая пластичность поведения могут делать животных потенциально и более успешными в широком диапазоне задач, как в природных, так и в экспериментальных условиях (см. также статью Зориной, Обозовой в этой книге). Это предположение подтверждает и опыт, проведенный в гигантском лабиринте с собакой (ирландский сеттер О. В. Перепелкиной). Собака безошибочно выполняла поиск приманки уже при третьем предъявлении теста.

2. ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ РАЗНЫХ ВИДОВ С ПОМОЩЬЮ ВОДНОГО ТЕСТА МОРРИСА

В водном тесте Морриса (версия для оценки долговременной референтной пространственной памяти) для успешного поиска скрытой под водой платформы для избавления требуется запомнить ее местоположение в бассейне [Morris 1981]. Применение видеотрекинга позволяет оценивать комплекс поведенческих параметров и выявлять разные стратегии поиска целевого объекта [Wolfer, Lipp 2000; Janus 2004]. Процедура теста, разработанного для крыс, благоприятствует именно пространственной навигации по «карте», в ходе опыта животные запоминают местоположение платформы на основе дистантных зрительных ориентиров. Животных каждый раз выпускают с разных мест бассейна, что затрудняет (но не исключает) использование других, непространственных стратегий. Такими стратегиями могут быть, в частности, эгоцентрические стратегии, запоминание последовательности движений, которые ведут к цели, плавание по определенным маршрутам. На ранних этапах обучения крысы и, особенно, мыши могут находить платформу, плавая кругами по бассейну, выучив расстояние от платформы до его борта. Несмотря на низкую эффективность, такая стратегия позволяет быстрее найти платформу по сравнению с беспорядочным ее поиском. На поздних стадиях обучения эффективность поиска увеличивается, крысы, выпущенные из раз-

ных точек периметра бассейна, часто плывут по короткому маршруту в направлении платформы, запоминая ее местоположение на основе комплекса дистантных зрительных ориентиров, т. е. фактически, по «карте» среды. Для мышей многих линий такой эффективный поиск недоступен [Wolfer, Lipp 1998; 2000], показатели их обучения улучшаются, если уменьшить область поиска (размеры бассейна) [Whishaw, Tomie 1996; Whishaw et al. 2001].

В отличие от лабораторных мышей отловленные нами в природе рыжие полевки (*Clethrionomys glareolus*) обучаются в тесте Морриса так же хорошо, как и крысы [Pleskacheva et al. 2000; Лебедев и др. 2013]. В то же время, полевки экономки (*Microtus oeconomus*) столь же быстро находят платформу, но используют принципиально другую стратегию поиска, плавая по кругу на большой скорости, т. е. по более длинному маршруту [Pleskacheva et al. 2000]. По-видимому, предпочтение использования тех или иных стратегий поиска определяется несколькими факторами. Во-первых, это принципиальная возможность формирования пространственного представления («карты») на основе комплекса зрительных ориентиров, т. е. наличие у животного соответствующих сенсорных «возможностей», хорошей памяти и ассоциативных механизмов. Во-вторых, это пластичность поведения, способность к «стратегической гибкости», позволяющая наиболее адекватно использовать имеющиеся в поведенческом репертуаре возможности.

В нашем конкретном случае различия способностей к решению теста Морриса у полевок двух видов могут определяться обоими факторами, но вряд ли низкая эффективность поиска у полевок экономок связана с худшей памятью или зрением. Скорее, ограниченная возможность представителей этого вида использовать именно пространственную стратегию поиска может быть следствием менее эффективного, чем у рыжих полевок, картирования среды или видоспецифического предпочтения эгоцентрической стратегии поиска. Как известно, исследованные виды полевок существенно различаются по экологии, размерам индивидуального участка, пищедобывательному поведению, то есть, в конечном счете, по требованиям к обработке текущей пространственной информации, которые выше у рыжих полевок.

Проведенные эксперименты показали, что у полевок быстрое достижение целевого объекта осуществлялось разными способами. У экономок высокая скорость передвижения компенсировала протяженный из-за значительного отклонения от цели маршрут. Пространственная навигация рыжих полевок, основанная на запоминании комплекса дистантных зрительных ориентиров, давала им возмож-

ность уже со старта плыть в направлении цели по короткому маршруту. Исследования Р. Морриса показали, что именно пространственная стратегия поиска нарушается при удалении гиппокампа у крыс [Morris et al. 1982]. Изучение морфологии проводящих путей гиппокампа у двух видов полевок выявило меньшее их развитие у полевок экономок ([Pleskacheva et al. 2000], см. также ниже).

3. ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ СУБРЕГИОНОВ ГИППОКАМПА В КОНТРОЛЕ РАЗНЫХ АСПЕКТОВ ПРОСТРАНСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Полученные данные диктовали необходимость глубокого изучения нейрофизиологических механизмов пространственной когнитивной деятельности. Это направление интенсивно и широко разрабатывается во многих лабораториях разных стран, а полученные нами ранее данные в сочетании с новыми оригинальными подходами к исследованию пространственного поведения грызунов обеспечили возможность получения принципиально новой информации.

Ключевую роль в контроле пространственного поведения играет отдел старой коры переднего мозга — гиппокамп. Многочисленные факты свидетельствуют о его значительной роли в процессах пространственного обучения и памяти [O'Keefe, Nadel 1978; Olton et al. 1978; Morris et al. 1982; Morris 2007; Bast 2007; Moser et al. 2008]. Гиппокамп и связанные с ним структуры обеспечивают формирование когнитивной пространственной карты и контроль ее изменений [O'Keefe, Nadel 1978; Leutgeb et al. 2005; Moser et al. 2008].

В последнее время интенсивно исследуются функциональные особенности разных полей гиппокампа, а также его субрегиональная специфика вдоль септотемпоральной оси (см., например, [Snyder et al. 2009; Royer et al. 2010; Schmidt et al. 2012; Komorowski et al. 2013]). Подавляющее число исследований прежних лет посвящено изучению функции септального полюса гиппокампа, расположенного у грызунов более рострально, тогда как особенности темпорального (височного) отдела (то есть каудальной области этой структуры) до последнего времени исследовались мало, хотя факты, свидетельствующие о функциональных различиях между этими двумя регионами, получены давно [Hughes 1965; Nadel 1968]. В настоящее время имеются уже многочисленные доказательства функциональной неоднородности гиппокампа вдоль его продольной оси [Moser, Moser 1998; Bannerman et al. 2004; Bast 2007; Bast et al. 2009; Fanselow, Dong 2010].

Многие исследователи сходятся во мнении, что именно ростральная часть гиппокампа критически важна для обработки пространственной информации [Moser et al. 1993; Bannerman et al. 1999; Ferbinteanu et al. 2003; de Hoz et al. 2003; Pothuizen et al. 2005; Bast et al. 2009]. В то же время роль каудального региона в этих процессах не ясна. По мнению одних авторов эта область не вовлечена в контроль пространственного обучения ([Moser et al. 1993; 1995; Kjelstrup et al. 2002; Czerniawski et al. 2009; McHugh et al. 2011]; см. также обзоры [Bannerman et al. 2004; Fanselow, Dong 2010]). Другие авторы приводят данные, подтверждающие такое участие [de Hoz et al. 2003; Ferbinteanu et al. 2003; Broadbent et al. 2004; Bast et al. 2009; Loureiro et al. 2012].

Участие этих областей гиппокампа в формировании пространственной карты при исследовании новой среды изучено мало. В то же время обнаружено, что «клетки места» ростральной и каудальной областей имеют «рецептивные» поля разрядов разных размеров, а это предполагает, что картирование пространства в двух областях гиппокампа происходит с разной степенью разрешения [Jung et al. 1994; Kjelstrup et al. 2008].

3.1. Исследование вовлеченности разных отделов гиппокампа в пространственное поведение с помощью оценки активации ранних генов

Для анализа механизмов пространственного обучения мы провели количественную оценку активации гиппокампа по уровню экспрессии белкового продукта «раннего» гена *c-fos* (белок c-Fos). Наличие в нейроне этого белка рассматривают как коррелят его активации [Herdegen et al. 1998; Kaczmarek, Robertson (eds) 2002]. Такой метод используют для картирования интенсивности функционирования разных структур мозга. Эта часть работы стала возможна благодаря многолетнему сотрудничеству с чл.-корр. РАН К. В. Анохиным (Отдел системогенеза Института нормальной физиологии им. П. К. Анохина РАНН).

Исследования механизмов пространственного поведения методом картирования активации ранних генов в структурах мозга, включающие в том числе и оценку вовлеченности разных отделов гиппокампа, немногочисленны. Обычно в таких случаях анализируют срезы мозга только с одного уровня рострального отдела гиппокампа (см., например, [Guzowski et al. 2001; He et al. 2002a; 2002b; Passino et al. 2002; Touzani et al. 2003]). Каудальный отдел гиппокампа исследуют редко [Vann et al. 2000; Jenkins et al. 2004; Snyder et al. 2009; Bourgeois et al. 2012]. Нашей задачей было проанализировать акти-

вацию клеток гиппокампа вдоль всей его продольной оси на основе серии последовательных коронарных срезов.

Еще одной особенностью нашего подхода было внимание к характеристикам активации гиппокампа (и его отдельных регионов) на ранних стадиях обучения, в течение нескольких попыток одного дня, в отличие от других авторов, изучавших работу этой структуры при длительном обучении крыс в радиальном лабиринте или в водном тесте Морриса (например, [Vann et al. 2000; Guzowski et al. 2001; He et al. 2002a; 2002b; Snyder et al. 2009]). Кроме того, мы использовали не только лабораторных животных (мышей линии C57BL/6), но и полевок разных видов, отловленных в природе. Это позволило выявить некоторые базовые особенности функционирования гиппокампа, общие для представителей разных семейств грызунов (Muridae, мыши и Cricetidae, полевки). Наряду с этим, такой подход позволяет оценить видоспецифические особенности работы гиппокампа и сравнить результаты с данными, полученными другими авторами на лабораторных крысах.

Мы разработали оригинальную методику оценки показателей обучения, когда животное должно было запомнить местоположение убежища на арене «открытого поля», а также модифицировали стандартную процедуру обучения в радиальном лабиринте. В нашем варианте подкреплением животному служила не пищевая приманка, а возможность попадания через один из рукавов лабиринта в домашнюю клетку.

3.1.1. Оценка экспрессии *c-Fos* в разных отделах гиппокампа при «быстром» обучении мышей и полевок простой пространственной задаче

В этой серии экспериментов был проанализирован уровень активации ряда структур мозга у грызунов, отловленных в природе, при «когнитивной нагрузке», т. е. при поиске рукава лабиринта, в конце которого находился выход в домашнюю клетку. Уровень активации мозга оценивали по экспрессии раннего гена *c-fos* (т. е. по числу клеток, экспрессирующих белок *c-Fos*) [Купцов и др. 2005; Купцов 2006].

В этом эксперименте с быстрым, однодневным обучением (6 попыток) в модифицированном лабиринте тестировали лабораторных мышей и обыкновенных полевок (*Microtus arvalis*), поскольку рыжие полевки были очень пугливыми (высокая склонность к замиранию сделала их неподходящим объектом для использования в этом тесте).

В предложенном нами варианте восьмилучевого радиального лабиринта животных обучали находить выход в домашнюю клетку в

конце одного из рукавов. Лабиринт был для животных незнакомой средой, что позволяло анализировать также другой аспект пространственного поведения — исследовательскую активность. Обнаружено, что активация гиппокампа была выше у полевок, проходивших процедуру обучения пространственной задаче, по сравнению с животными контрольных групп, взятых из домашней клетки или обученных выходить в домашнюю клетку через такие же рукава, но вне среды лабиринта.

Усиление экспрессии *c-Fos* в гиппокампе полевок после обучения было неоднородно на всем протяжении структуры и проявлялось главным образом в каудальных отделах всех исследованных полей гиппокампа, однако наиболее выраженной она была в поле СА3 и в зубчатой фасции [Купцов и др. 2005]. Похожий паттерн увеличения нейронной активности отмечен и у лабораторных мышей линии C57BL/6. При этом у них не уменьшался латентный период выхода из лабиринта, мыши интенсивно исследовали установку, и даже в большей степени, чем полевки [Купцов и др. 2012].

Таким образом, уже это наше исследование показало значимо неоднородное функционирование разных отделов гиппокампа вдоль его септотемпоральной оси при однодневном обучении грызунов в лабиринте, протекающем на фоне интенсивной исследовательской активности. В частности, обнаружена высокая вовлеченность задних, темпоральных отделов гиппокампа.

3.1.2. Оценка экспрессии *c-Fos* в разных отделах гиппокампа у лабораторных мышей и рыжих полевок в знакомом «открытом поле», влияние новой зрительной информации и пространственного обучения

Полученные результаты послужили основой для следующих серий экспериментов, в которых поведение животных исследовали в простой «неструктурированной» среде открытого поля. Обыкновенных полевок (*Microtus arvalis*) и мышей линии C57BL/6 тестировали в знакомом им открытом пространстве арены, добавляя новые зрительные ориентиры и убежище. Разработанная нами модификация методики «открытое поле» была основана на видоспецифичной для этих грызунов реакции избегания открытого пространства и на стремлении использовать укрытия [Купцов и др. 2006]. Тест предусматривал контроль экспериментатора за зрительными ориентирами, возможность их изменений и позволял оценивать исследовательскую активность и пространственную память как лабораторных мышей, так и диких ры-

жих полевок. Необходимыми элементами процедуры были знакомое животным убежище, которое устанавливали в новое место — в арену открытого поля, а также контролируемые зрительные дистантные стимулы — изображения геометрических фигур разной формы, прикрепленные к занавесу вокруг арены. Условия тестирования разных групп животных отличались по асимметричному или симметричному расположению дистантных стимулов, а также по тому, меняли ли от попытки к попытке местоположение убежища. Это позволило оценить активацию полей гиппокампа и зубчатой фасции в разных условиях — при возможности точного запоминания местоположения убежища относительно асимметрично размещенных ориентиров, и в тех случаях, когда этого не происходило либо из-за смены положения убежища, либо из-за симметричного расположения зрительных стимулов, которое не позволяло использовать их как ориентиры. Такая методика позволяла определить, какие именно признаки используют полевки и мыши для запоминания местоположения убежища, ориентируются ли они по дистантным зрительным ориентирам, или используют другие стимулы, например, слабые градиенты запахов и т. п.

Поведение животных оценивали с помощью системы автоматизированного видеотрекинга EthoVision (Noldus), позволяющего регистрировать траекторию передвижения и время пребывания животных в разных зонах арены. Обучение проводили в течение одного дня (3—5 попыток у разных видов). Как показали эксперименты, полевки и, в меньшей степени, мыши способны к быстрому запоминанию местоположения убежища в «открытом поле», но только при асимметричном расположении зрительных стимулов, которые можно было использовать в качестве ориентиров [Купцов и др. 2006]. В тестовой попытке, когда убежище убрали, животные предпочитали больше находиться в том квадранте арены, где оно раньше стояло. В отличие от лабораторных мышей, полевки при обучении больше времени проводили в убежище, и в тесте искали его более точно.

Анализ активации c-Fos показал, что ее усиление в разных частях гиппокампа и зубчатой фасции вызывалось различными факторами. Так, активация каудальных отделов, очевидно, была следствием передвижения животных в пространстве, так как в контрольном эксперименте, когда животные перемещались по знакомой арене в отсутствие дистантных зрительных ориентиров и убежища, активация была такой же, как и у животных тех групп, которых обучали при их наличии. Введение зрительных стимулов и убежища не привело к дополнительной активации каудальных отделов, но активировало роstralные области гиппокампа.

Хотя поведение мышей в условиях симметричного и асимметричного расположения зрительных стимулов различалось, это практически не повлияло на экспрессию в ростральных отделах гиппокампа. Это свидетельствует, скорее всего, о том, что повышение активации вызвано самим фактом появления новых стимулов — убежища и фигур, независимо от того, использует ли их животное для ориентирования или нет. Таким образом, не обнаружены специфические субрегиональные особенности интенсивности экспрессии *c-Fos* для животных, запомнивших точное положение убежища. Активация рострального гиппокампа, по-видимому, была связана с интенсификацией процессов обработки новой, главным образом, зрительной и пространственной информации при исследовании животными знакомой арены в изменившихся условиях.

Лабораторные мыши отличались от полевых более высоким общим уровнем экспрессии *c-Fos* в гиппокампе и большим ее увеличением в ответ на введение новых стимулов. Данные, полученные на лабораторных мышах и диких полевках, оказались в значительной степени сходны. Это позволило нам сделать вывод, что процессы неравномерной активации ростральных и каудальных частей гиппокампа носят достаточно общий характер.

Для подтверждения предположения о влиянии свободного передвижения и исследования пространства был проведен дополнительный контрольный эксперимент с ограничением возможности передвижения животного при сохранении всех остальных компонентов экспериментальной процедуры. Для этого грызунов не выпускали на арену «открытого поля», а помещали в прозрачный цилиндр, установленный в ней, так что животные могли видеть стимулы, но не могли перемещаться. Показано, что и у лабораторных мышей C57BL/6, и у рыжих полевых подобное ограничение свободного передвижения вызвало более слабую экспрессию *c-Fos* в средних и каудальных частях гиппокампа (особенно в поле СА3) и в зубчатой фасции, по сравнению с условиями, когда животные свободно перемещались по арене. Таким образом, данный эксперимент подтвердил предположение о значительном вкладе фактора передвижения и обследования пространства в индукцию экспрессии *c-Fos* в этих отделах зубчатой фасции и гиппокампа у мышей и полевых.

Эксперименты этой серии показали, что высокая активация каудальных отделов полей гиппокампа и зубчатой фасции могла быть результатом передвижения животного и обследования им окружающей среды, тогда как введение зрительных стимулов и убежища активировало ростральные отделы этих структур. Таким образом, было

показано, что разные отделы гиппокампа и зубчатой фасции контролируют разные аспекты пространственного поведения.

3.1.3. Оценка экспрессии *c-Fos* в разных отделах гиппокампа у лабораторных мышей после исследования незнакомого «открытого поля» на свету или в темноте

Проведенные эксперименты послужили основой для следующей серии опытов, где определяли вовлеченность разных отделов гиппокампа в процессы контроля исследовательской активности и передвижения в незнакомом пространстве. Оценка экспрессии *c-Fos* активации гиппокампа мышей линии C57BL/6 при тестировании их в «открытом поле» на свету и в темноте позволила получить новые данные, свидетельствующие о функциональной неоднородности субрегионов и полей гиппокампа. До сих пор не было данных об экспрессии ранних генов в гиппокампе животных, передвигающихся в темноте, в частности, при исследовании нового пространства. Наши опыты показали, что активация в поле CA1 на всем его протяжении не зависела от уровня освещенности, в то же время, в роstralных отделах поля CA3 и зубчатой фасции плотность экспрессии была выше при тестировании на свету, чем в темноте. Как и в предыдущих экспериментах, ограничение зрительной информации не повлияло на функционирование каудальных областей гиппокампа и зубчатой фасции [Kuptsov, Pleskacheva 2011].

Таким образом, наши исследования показали, что разные отделы гиппокампа (как поля, так и роstralные и каудальные регионы) по-разному обрабатывают информацию, связанную с пространством. Наличие зрительной информации увеличивает вовлеченность роstralных отделов, главным образом поля CA3 и зубчатой фасции, не влияя на каудальные области, активно включенные, вероятно, в контроль передвижения в пространстве и исследовательскую активность. Картирование гиппокампа по уровню экспрессии *c-Fos* позволило точно определить размер и границы областей, вовлеченных в интересующие нас процессы, что было бы невозможно с использованием других методов.

3.2. Исследование влияния избирательного удаления каудального отдела гиппокампа на передвижение и исследовательскую активность лабораторных мышей и полевок в аренах разного размера

Опираясь на результаты предыдущих экспериментов, мы провели оценку последствий точечного удаления каудальной области гиппо-

кампа, тех ее уровней, где было обнаружено значительное снижение активации с-Fos в контрольном опыте, когда животному ограничивали свободу передвижения в арене (см. раздел 3.1.2). Для этого использовали метод избирательного цитотоксического удаления (введение NMDA, совместно с R. Deacon, University of Oxford, Великобритания). Разрушение каудальной части гиппокампа нарушило характер передвижения по новой арене открытого поля и у мышей линии C57BL/6, и у рыжих полевок, что подтвердило результаты, полученные с помощью метода картирования экспрессии с-Fos. У животных нарушилась структура траектории передвижения, изменились характеристики сегментов трека (участков пути между двумя остановками). Уменьшилось количество вертикальных стоек, отражающих интенсивность исследовательского поведения [Лебедев 2012]. Нарушения проявились, главным образом, при обследовании грызунами арен большого диаметра (150 и 220 см). Ранее мы проводили детальное исследование характера передвижения в аренах разного размера интактных мышей линии C57BL/6 с помощью современных средств анализа поведения [Лебедев и др. 2012]. Показано, что в больших аренах характер передвижения животных на отдельных участках пути разнообразнее, чем в малых, появляются сегменты новых скоростных диапазонов, увеличена доля высокоскоростных протяженных сегментов трека. Активность животных в этом случае распределена по площади арены неравномерно, они в большей степени предпочитали передвигаться в области стенок, пересекая открытые части арены на большой скорости. Несомненно, главный фактор, изменивший поведение, это увеличение открытого пространства арены и, как следствие, усиление неоднозначности разных ее зон, требующее большей пластичности исследования пространства и контроля передвижения по нему. Повидимому, именно этот компонент нарушается при удалении каудальных отделов гиппокампа мышей и полевок. Проведенные эксперименты подтвердили наше предположение об участии этих отделов гиппокампа в контроле исследовательской активности и передвижения животных в пространстве.

4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ И УЧАСТИЯ ГИППОКАМПА В ЕГО КОНТРОЛЕ У ДИКИХ ГРЫЗУНОВ

Для нас очевидно, что данные, полученные в лабораторных условиях, необходимо дополнять фактами, полученными путем наблюде-

ний за животными разных видов в их естественной среде обитания, или благодаря опытам, проводимым в условиях, приближенных к естественным. Такой подход составляет одну из возникающих тенденций современных исследований, его основы были заложены Л. В. Крушинским (1986) и в настоящее время успешно применяются его учениками (см. статьи В. С. Пажетнова, Я. К. Бадридзе, Т. А. Обозовой).

Мы проводим сравнительные исследования поведения полевок разных видов, отличающихся по экологическим характеристикам: размерам индивидуального участка, способам добывания корма, характеру биотопа, распределению по территории кормовых ресурсов, и др. Как было показано разными исследователями, полевки успешно обучаются выполнению различных пространственных задач [Sawrey et al. 1994; Kavaliers, Galea 1994; Teskey et al. 1998], в ряде случаев их показатели оказываются выше таковых у лабораторных мышей [Pleskacheva et al. 2000].

Многие наши эксперименты были проведены на рыжей европейской полевке *Clethrionomys glareolus* (*Myodes*). Возросший за последние 10—15 лет интерес к использованию этих животных как объекта лабораторных исследований мозга и поведения привел к созданию атласа мозга рыжих полевок [Vandebroek et al. 1999]. Выбор этого вида как объекта исследований был обусловлен и данными о том, что объем гиппокампа и зубчатой фасции у них существенно выше, чем у «эталонного» объекта исследователей этой проблемы — лабораторных мышей линии C57BL/6 (Пархач, 2004, дипломная работа). Ранее, в сотрудничестве с проф. Х.-П. Липпом и его коллегами (University Zurich-Irchel, Швейцария) мы показали, что рыжие полевки характеризуются большой величиной площади проекций инфра и интрапиримидных мшистых волокон в поле CA3 гиппокампа. Было также обнаружено, что эти площади проекций у рыжих полевок намного больше, чем у полевок экономок (*Microtus oeconomus*) [Pleskacheva et al. 2000]. Высокие значения этого морфологического признака у лабораторных мышей и крыс разных генотипов обнаруживают корреляцию с успешностью обучения в тестах на пространственную память [Crusio et al. 1993; Lipp, Wolfer 1995]. Действительно, и в наших экспериментах рыжие полевки успешно обучались в водном тесте Морриса, используя оптимальную пространственную стратегию поиска платформы [Pleskacheva et al. 2000; Лебедев и др. 2013]. У этих животных отмечены высокие показатели при тестировании в радиальном лабиринте [Плескачева и др. 2003a], а также при групповом пространственном обучении с использованием автоматизированного аппарата Intellicage, хотя здесь рыжие полевки несколько уступа-

ли по успешности обучения малым лесным мышам [Galsworthy et al. 2005a]. Эти полевки быстро запоминали местоположение убежища в разработанном нами тесте [Купцов и др. 2006].

В настоящее время с применением современных методов видеотрекинга мы изучаем межвидовые различия исследовательской активности полевок разных видов в «открытом поле» в лаборатории и в природных условиях [Плескачева и др. 2011]. Показано, что при попадании в новую арену рыжие полевки передвигались по ней меньше, чем серые, особенно полевки-экономки. Рыжие полевки часто замирали, редко выходили в центр арены, предпочитая двигаться или сидеть у борта. У них наблюдали намного меньше, чем у серых полевок, исследовательских стоек на задних лапах. Поставленные в арену новые предметы практически не вызывали неохоты у серых полевок рода *Microtus*, которые начинали их интенсивно исследовать с первой минуты теста, тогда как рыжие полевки обычно подходили к предметам на 3—4 минуте и обследовали их менее активно. В природных условиях при выпуске со специально оборудованной площадки они покидали место старта медленнее, чем серые полевки (обыкновенная и экономка), которые передвигались на большой скорости по прямому маршруту.

Проведенные исследования выявили значительные различия рыжих и серых полевок, как по проявлению исследовательской активности, так и по успешности пространственного обучения. Эти факты, как и обнаруженные нами особенности морфологии мозга, вероятно, связаны с экологической спецификой полевок разных видов, в частности с размерами индивидуальных участков, особенностями пищедобывательной деятельности, характером биотопа и др. Большие индивидуальные участки рыжих полевок, необходимость поиска высококалорийного, но дисперсно распределенного по территории корма (семян) требуют хорошей пространственной памяти и развития структур мозга, контролирующих пространственное поведение.

Наши текущие исследования направлены на оценку роли гиппокампа в пространственном поведении полевок в естественной среде обитания. Мы начали изучение ближнего хоминга, возврата животного на домашний участок (при выпуске на расстоянии до 300 м от него), у полевок разных видов. Показано, что большинство полевок успешно возвращалось на место поимки с расстояния до 200 м. Эксперименты проводятся на Звенигородской биостанции им. Скадовского совместно с сотрудниками кафедры зоологии позвоночных В. М. Малыгиным, С. В. Огурцовым и В. В. Шахпароновым, а также студентами О. С. Лучкиной, О. С. Пшеничниковой и др. [Плескачева и др. 2011; Пшеничникова и др. 2012].

В настоящее время начато специальное исследование вовлеченности разных отделов гиппокампа рыжих полевок в процесс хоминга. Картирование производится по уровню экспрессии c-Fos. Полученные данные позволят сравнить эффекты активации гиппокампа при пространственной когнитивной деятельности в лабораторных и природных условиях.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали сложную многоуровневую организацию пространственного поведения животных, от исследовательской активности в незнакомой среде до сложных форм когнитивной деятельности, требующих динамического оперирования пространственными представлениями. Текущей задачей нашей работы остается анализ роли субрегионов гиппокампа и связанных с ними структур мозга грызунов в контроле пространственной когнитивной деятельности разного уровня и степени сложности. Особое внимание будет направлено на дальнейшее исследование определяемых экологией видоспецифических характеристик пространственного поведения, а также особенностей структур мозга, его обеспечивающих.

Работа поддержана РФФИ, гранты №№ 04-04-48445, 07-04-01287, 10-04-00891, 13-04-00747.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА НА ПРОСТРАНСТВЕННОЕ СООТНОШЕНИЕ*

Д. А. Флёсс

Проблема эволюции высшей нервной деятельности, как известно, занимала центральное место в работах Л. Г. Воронина. Сравнительное изучение условных рефлексов у представителей разных классов животных, от беспозвоночных до приматов, были начаты им более 35 лет тому назад. В то время имевшиеся в этой области данные были еще немногочисленны и столь разнородны и противоречивы, что не могли служить основанием для определенных выводов по таким вопросам, как существование межвидовых и филогенетических различий в скорости формирования простых условных рефлексов и в возможности выработки условных рефлексов на сложные раздражители. Одной из причин этого было применение разными авторами различных, не всегда биологически адекватных методик изучения, и получение вследствие этого нередко несопоставимых данных даже для животных одного и того же вида.

Л. Г. Воронин одним из первых пришел к заключению о необходимости применения единой, достаточно адекватной методики, которая могла бы применяться для сравнения максимально широкого круга животных. В этих целях им была предложена пищедобывательная методика, в которой естественное пищедобывательное движение, свойственное животному данного вида, превращается в условнорефлекторное. Она применялась им для изучения не только простых, но и сложных форм условнорефлекторной деятельности.

Обобщив собственные и имевшиеся в литературе данные, Л. Г. Воронин пришел к выводу, что способность к образованию и скорость выработки простых условных рефлексов не зависят от уровня филогенетического развития [Воронин 1957; 1977] — и в ряду по-

* Данная статья Д. А. Флёсса была опубликована в сборнике «Механизмы адаптивного поведения» Л., Наука, 1986, посвященном памяти Л. Г. Воронина. Статья дается с незначительными редакционными изменениями.

звоночных, и у высших беспозвоночных они вырабатываются довольно легко. Однако, отмечает Воронин, это можно сказать не обо всех условных рефлексах.

Есть и такие виды условных рефлексов, которые появились только на определенном этапе эволюции животного организма. Благодаря им возникали качественные особенности поведения животных, в особенности на высшем этапе эволюции. К таким рефлексам относятся, например, условные связи между индифферентными раздражителями, рефлексы на обобщенные признаки раздражителей, на отношение между ними, на движение, на прекращение раздражителей, рефлекс активного воздействия на сигнал [Воронин 1977].

Ввиду этого в сравнительных исследованиях целесообразно изучать и сопоставлять главным образом рефлексы таких категорий, а также другие сложные проявления интегративной деятельности головного мозга.

В данной статье сообщается об исследованиях, проведенных нами с помощью пищедобывательной методики, которая имеет свои особенности, благодаря которым возможно получение некоторых дополнительных характеристик высшей нервной деятельности животных. В соответствии с этой методикой у животных сначала вырабатывается, а затем «переделывается» условный рефлекс на отношение — на взаимное расположение двух идентичных объектов. Животное, перед которым стоят рядом два одинаковых закрытых ящиков-кормушек, путем выбора должно усвоить, что приманка находится всегда либо в левом ящике, либо — в правом, где бы они не были помещены. После выработки и закрепления такого рефлекса, например, выбора правой кормушки, производят его переделку, т. е. приманку начинают помещать только в левую кормушку [Флёсс 1974].

Опыты проводились следующим образом. Сначала у животного вырабатывали пищедобывательный рефлекс — царапать или толкать носом закрытую кормушку. Для этого голодное животное подкармливали несколько раз из открытой кормушки, которую закрывали. Кормушку закрывали сначала частично, а затем полностью, а открывали только после соответствующего действия животного, направленного на нее. Такая реакция вырабатывалась очень быстро (у собак, например, обычно через несколько минут). Затем устанавливали две кормушки рядом, а животное помещали за укрытие, в котором напротив середины воображаемой линии, соединяющей кормушки, находился проход (рис. 1).

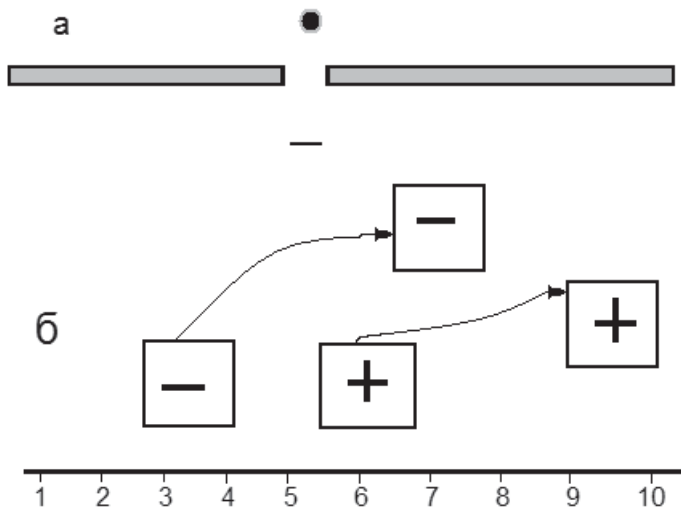


Рис. 1. Схема опыта с выработкой условного рефлекса на взаимное расположение кормушек (правее-левее). а — схематическое положение животного на старте (черный кружок) и кормушки (черточка) за перегородкой; б — расположение ящиков с приманкой (квадрат со знаком «плюс») и без приманки («минус»); цифры по горизонтали — варианты и последовательность смены мест ящиков-кормушек (4—6, 6—8 ... и др.); стрелки — направления перемещения

Животному давали возможность подойти к кормушкам (или подвели к ним), сначала к пустой, затем к кормушке с подкормкой, и оно могло манипулировать с ними, но подкармливали его только из одной, например, правой, после чего животное вновь помещали в стартовую позицию, а обе кормушки сдвигали влево (от животного). Теперь кормушка, стоявшая ранее справа, оказывалась на месте левой, а левая размещалась еще левее, но на том же, что и раньше, расстоянии от правой. Для собак и других крупных животных расстояние между кормушками было 60 см, для мелких — 12 см. После этого каждую очередную пробу проводили при новом положении кормушек. Это положение меняли в определенной последовательности, которая обеспечивала одинаковую частоту нахождения кормушек в каждом месте: (4—6, 6—8, 7—9, 5—7, 3—5, 1—3, 2—4, 4—6, 2—4, 1—3, 3—5, 5—7, 7—9, 6—8). Чтобы исключить выбор животным кормушки по запаху или другим ее признакам, приманку помещали то в одну, то в другую кормушку.

Рефлекс считали выработанным при выполнении животным столькоких правильных выборов подряд, сколько требовалось по

критерию Гранта (т. е. в зависимости от общего числа проб число правильных решений в выборке могло быть разным). Переделку осуществляли после повторения рефлекса не менее 15 раз подряд (с 5—10-минутным перерывом после 10-го испытания). При переделке подкормку теперь помещали в левую кормушку и предъявляли эту пару кормушек таким же порядком до достижения критерия неслучайного выбора. При появлении признаков утомления или насыщения животного опыт прекращали и возобновляли через 1—3 дня. При усложнении задачи такие переделки производились последовательно и многократно. Для определения способности к обобщению (переносу) рефлекса на отношение кормушки заменялись парами раздражителей, вызывающих ориентировочную или игровую реакцию и внешне совершенно не сходных с кормушками (палочки, ремешки, комки бумажек, тряпки, кегли и др.). На этой стадии опыта «правильный» выбор обычно пищей не подкрепляли, а новые предметы предъявляли животному не более одного раза.

Эта методика была разработана ранее, и ее успешно использовали для быстрой оценки некоторых индивидуальных типологических свойств служебных собак [Флёсс 1974]. В частности, с ее помощью была обнаружена корреляция между быстротой выработки и переделки данного рефлекса и дрессируемостью собак. Ранее ее также использовали для характеристики способности различных животных к «ближней» пространственной ориентации [Хильченко 1950], а также при множественных переделках сигнального значения стимула [Флёсс, Очинская 1982], который в терминологии ВНД рассматривается как показатель тренируемости подвижности нервных процессов [Воронин 1957], а в зоопсихологическом — как один из критериев интеллекта животных [Биттерман 1973].

В настоящей статье рассматриваются и сопоставляются результаты опытов, проведенных по описанной методике с собаками, кошками, белыми крысами, болотными черепахами и дельфинами (афалинами).

Проведение опытов в одной лаборатории по одной и той же методике, которая, как мы полагаем, адекватна для всех изученных видов животных, позволяет провести сопоставление полученных данных и сравнить животных по способности к образованию, скорости формирования и степени проявления условного рефлекса на отношение «правее—левее», к его обобщению и множественным переделкам.

Данные по скорости выработки и закрепления рефлекса приведены в табл. 1. Как следует из данных таблицы, у собак, крыс и особенно у кошек рефлекс на отношение образуется довольно быстро.

Выделяются дельфины, которым потребовалось значительно большее количество предъявлений (несмотря на облегчение задачи — уменьшение числа позиций при перемещении пары раздражителей). Болотные черепахи занимают промежуточное положение.

Таблица 1

**Скорость образования и закрепления
(выполнение правильных реакций 15 раз подряд) условного рефлекса
на пространственное соотношение раздражителей**

Вид животных	Число сочетаний (для достоверных значений критерия Гранта), которое необходимо:		Число животных
	для проявления рефлекса	для его закрепления	
Черепахи	$44,5 \pm 27,6$	$447 \pm 319,2$	4/2
Крысы	$24,9 \pm 6,8$	$199,9 \pm 46,7$	16/12
Кошки	$10,6 \pm 3,3$	$34,7 \pm 6,6$	8/7
Собаки беспородные	$27,2 \pm 6,1$	$53,2 \pm 7,7$	26/26
Собаки служебные	$19,6 \pm 1,9$	—	61/61
Дельфины	$75,2 \pm 23,7$	$140,6 \pm 48,3$	5/5

По более строгому критерию (15 правильных реакций подряд), характеризующему уровень проявления и закрепления реакции, дельфины, крысы и черепахи оказались на последних местах. Как и для других условных рефлексов [Воронин 1957; 1977], индивидуальные различия в скорости выработки данного рефлекса значительно превышали межвидовые. У отдельных собак и большинства кошек (у 5 из 8) рефлекс на взаимное расположение предметов вырабатывался уже со второго-третьего предъявления², у отдельных дельфинов и черепах для этого потребовались сотни испытаний.

При переделке этого условного рефлекса (подкрепление в противоположной кормушке), как и при его выработке, число необходимых предъявлений у разных особей в пределах одного вида значительно варьировало, но в среднем существенно не отличалось у изученных животных: у служебных собак (немецких овчарок) — $31 \pm 2,1$, у кошек — $25,4 \pm 4,6$ и у крыс — $53,3 \pm 29,6$. В отличие от них у дельфинов переделка происходила медленно: потребовалось $212,0 \pm 54,6$ предъявлений.

² При выполнении животным серии правильных выборов подряд, количество которых соответствовало критерию Гранта (при $p < 0,05$), мы принимали в качестве показателя скорости выработки пятый выбор в этой серии.

Опыты с многократными (4—12) повторными переделками, проведенные на 12 собаках [Флесс, Очинская 1982], показали, что по мере увеличения количества переделок их успешность возрастает, и если число проб до достижения критерия при первой переделке было равно $35,2 \pm 4,4$, тогда как при последней переделке их нужно было только $20,2 \pm 3,3$ проб (различия достоверны, при $p = 0,01$). Это подтверждает имеющиеся в литературе данные, полученные при исследовании других рефлексов [Воронин 1957]. У отдельных собак можно было наблюдать так называемую «установку на обучение», когда очередная переделка происходила уже со второго предъявления (рис. 2).

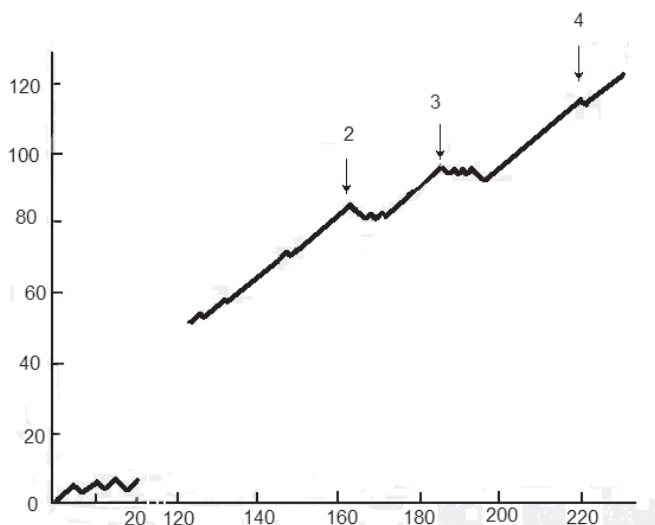


Рис. 2. Последовательные переделки условного рефлекса у собаки Дика (кривая накопления). Правильный выбор — подъем кривой на один «шаг» вверх, при неправильном — спуск на один «шаг». Стрелки — начало переделки, цифры у кривой — номер переделки. По оси абсцисс — последовательные предъявления, по оси ординат — алгебраическая сумма правильных и неправильных решений. Видно, что переделка 4 произошла уже после одного предъявления.

Такие же опыты на крысах показали, что эти животные также успешно обучаются «переносу» после повторных (не менее 4—5) переделок рефлекса на отношение. Однако данные, полученные на крысах, пока не позволяют достоверно судить об ускорении выработки таких переделок в связи с ограниченным числом серий опытов.

Таблица 2

**Обобщение (перенос) информации на отношение «правее—левее»
у собак и кошек**

Исследуемые животные	Число животных	Количество испытаний	На игровой раздражитель		На ориентировочный раздражитель	
			+	—	+	—
Собаки	13	63	33	5	24	1
Кошки	8	30	15	3	19	2

Примечание: «+» — правильный выбор, «—» — неправильный выбор³

Эксперименты с обобщением (переносом) рефлекса на отношение, характеризующим максимально возможную степень невербальной абстракции («справа—слева вообще»), были проведены на собаках и кошках (табл. 2). Они показали, что у этих животных перенос рефлекса на отношение происходит при предъявлении любых предметов, отличающихся от исходных не только размером, формой, материалом, но и биологическим значением. Общим для таких предметов было только взаимное расположение. Это указывает на высокую степень обобщения выработанного рефлекса и способность данных животных к элементарной абстракции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Первый вопрос, который возникает при рассмотрении полученных данных, — насколько выявленные различия или сходства в скорости выработки и переделки данного условного рефлекса отражают различия в уровне филогенетического развития высшей нервной деятельности изученных животных, или же их можно объяснить другими причинами, которые можно рассматривать как побочные факторы, влияющие на выработку условных реакций (неодинаковая экологическая адекватность методики, различия в мотивации, степень приученности животного к обстановке опытов, разная степень выраженности пассивно-оборонительной и ориентировочно-исследовательской реакций, типологические различия и др.). На значение таких факторов в свое время указывал Л. Г. Воронин [Воронин 1957]. Сейчас роль таких факторов общепризнана, причем даже подвергают сомнению саму возможность адекватно уравнить и/или контролировать

³ В опытах участвовали М. А. Лебедева и Н. В. Попова.

вать все эти побочные факторы, влияющие на выработку условных реакций [Дьюсбери 1981].

Мы полагаем, что разработанная нами методика вполне биологически адекватна и универсальна для всех обладающих зрением и активно перемещающихся в пространстве животных. Вместе с тем она не настолько видоспецифична для какой-либо из групп обследованных животных, чтобы обусловить их «преимущество» перед другими видами в скорости выработки условных рефлексов. Предъявляемая животным задача требует от них «ближней» пространственной зрительной ориентации, способность к которой универсальна в животном мире и сопровождает почти любое целенаправленное поведение. Поэтому данная методика и экологически адекватна для всех обладающих зрением животных. В то же время в отличие от узко экологически адекватных видоспецифичных раздражителей, применявшихся, например, Д. А. Бирюковым и сотрудниками для лабораторных и родственных им видов диких животных (шелест, плеск, писк, манок и т. п.) и проявивших себя как почти безусловные раздражители, на которые могли очень быстро вырабатываться практически неугашаемые реакции [Бирюков 1960; 1973], взаимное правое—левое расположение раздражителей — это такое созданное искусственно отношение, на которое у животных не могло предварительно (ни в филогенезе) сформироваться какое-либо предпочтение, отразившееся на скорости выработки рефлекса⁴. Этого нельзя с определенностью сказать про другие относительные признаки: «больше—меньше», «светлее—темнее» и др., которые могут иметь биологическое значение в естественных условиях. Таким образом, в отношении адекватности методики наши животные (за исключением дельфинов) были примерно в равном положении. Применяемая методика достаточно проста. Выработка рефлекса, его переделка и пробы на обобщение нередко происходят в пределах одного опыта. Как раздражитель — кормушки, — так и ответная условная пищевая реакция — побежка животного к кормушке и любое удобное для него воздействие на кормушку — вполне естественны и привычны для животных, приспособившихся к жизни в лабораторных условиях. Какие-либо искусственные условные раздражители (свет, звук, фигуры и т. п.) здесь не применяются, а сигнальным раздражителем является вид кормушки и ее расположение относительно другой кормушки.

⁴ Влияние описанной у многих животных пространственно-моторной асимметрии, эгоцентрической пространственной локализации объектов и возможность образования рефлекса на место подкрепления сводились к минимуму или предотвращались перемещениями пары кормушек, оказывавшихся то справа, то слева от животного.

Что касается степени сложности рефлекса на отношение, то по данному вопросу в литературе нет единого мнения. Одни авторы [Тинберген 1978; Шустин 1980; Bitterman 1965; 1975], как и Л. Г. Воронин [1977], относят данный рефлекс к категории сложных, другие [Кольцова 1967] — к элементарным формам работы головного мозга, и, наконец, высказывается мнение, что существуют как простые, так и сложные формы этого рефлекса, причем следует отличать рефлекс «на отношение раздражителей» и рефлекс «на относительный раздражитель» [Вацуро, Захер 1963]. Если судить о скорости, с которой в наших опытах вырабатывался рефлекс на взаимное пространственное расположение предметов у многих животных, в особенности у собак и кошек, то данный рефлекс скорее можно отнести к более простым вариантам рефлексов на отношение. Однако быстрота выработки была обусловлена, как мы полагаем, вовсе не легкостью задачи, поскольку она требует от животного способности установить путем сопоставления сигнальное значение определенного пространственного соотношения двух внешне идентичных объектов и выделить это соотношение из совокупности других топографических и пространственных признаков. При этом животное должно затормозить реакции на абсолютные признаки раздражителя (например, вид и запах кормушки, оказавшейся ближе к животному). Это, несомненно, требует достаточно высокого уровня развития таких свойств нервных процессов, как сила, уравновешенность и подвижность, а также функционирования и интегративных механизмов мозга. Различиями в этих свойствах нервной системы и, возможно, в большой степени, влиянием перечисленных выше «побочных факторов» можно объяснить как межвидовые, так и значительные внутривидовые особенности в скорости выработки данного рефлекса и динамики его переделок. Кроме того, можно полагать, что в экспериментах с крысами на скорость закрепления рефлекса, вероятно, отрицательно повлияла свойственная им тенденция к так называемому спонтанному чередованию направлений побегов, которые мы отмечали у них и при решении других задач [Флэсс и др. 1978].

Хотя дельфины проявили в наших опытах высокую активность и работоспособность, они с большим трудом решали задачу на выработку и переделку данного рефлекса. Возможно, здесь, помимо инертности нервных процессов, отмеченной у них Л. Г. Ворониным и другими исследователями [Воронин, Козаровицкий 1969; Протопопов 1950], а также и «склонности к автоматизмам» [Протасов 1983], имела значение и меньшая экологическая адекватность применяемых раздражителей по сравнению с наземными животными. Если

для последних право- левостороннее (и в одной плоскости с ними) расположение жизненно важных объектов обычно и является как бы натуральным раздражителем, то для дельфинов, как водных животных, перемещающихся в трехмерном пространстве, такое расположение — только одно из множества возможных, и выделение его из этого множества представляет для них дополнительную сложность. У черепах сравнительно медленная выработка и особенно закрепление рефлекса, скорее всего, объясняются их более низкой общей активностью в опытах, а возможно и трудностью задачи для уровня организации их мозга.

Увеличение количества представителей ряда исследуемых видов (черепахи, крысы, дельфины), а также изучение животных других таксономических групп, более строгий подбор подходящих для исследований особей позволит уменьшить влияние побочных факторов на результаты опытов и дать более точную сравнительную оценку выработки этого рефлекса у различных видов животных.

Подводя итог полученным данным, можно сказать, что предложенная методика оказалась пригодной для сравнительного изучения ряда существенных свойств высшей нервной деятельности животных различных таксономических групп. Будучи простой и достаточно адекватной, она дала возможность исследовать и сравнить различные проявления интегративной функции мозга. Несмотря на то, что количество исследованных особей некоторых видов (черепахи, дельфины) было невелико, а также на значительную индивидуальную изменчивость изучаемых параметров поведения внутри каждого вида, обнаруженные межвидовые различия, по-видимому, коррелируют с уровнем организации мозга и с особенностями экологии животных.

ВЫВОДЫ

Условный рефлекс на взаимное расположение (справа—слева) пары идентичных раздражителей формировался и мог быть переделан у представителей различных таксономических групп позвоночных: болотных черепах, белых крыс, кошек, собак, дельфинов.

Обнаружены значительные индивидуальные различия в скорости выработки, закрепления и переделки данного рефлекса, которые перекрывали межвидовые. У дельфинов этот рефлекс вырабатывался значительно медленнее, и переделка занимала больше времени, чем у животных других видов.

У собак и кошек выявлена способность к высокой степени обобщения условного рефлекса на отношение справа—слева, которое переносилось ими на любые другие пары предметов.

Собаки и крысы проявили способность к многократным переделкам данного условного рефлекса. У собак наблюдалось ускорение последовательных переделок, вплоть до выработки у отдельных животных «установки на научение», т. е. успешной переделки сигнального значения раздражителей после одной пробы.

Раздел 3

Способность к экстраполяции у мышей и генетические подходы к ее изучению

ХРОМОСОМНЫЕ МУТАЦИИ И СПОСОБНОСТЬ ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ К ЭКСТРАПОЛЯЦИИ НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ СТИМУЛА

И. И. Полетаева, Л. Г. Романова

Первые исследования генетических основ и поведения в целом, и когнитивных способностей животных *per se* относятся еще к первым десятилетиям XX в. (А. Иеркс, М. П. Садовникова-Кольцова, Р. Трайон и др., см. [Крушинский 1986/2009; Зорина и др. 1999; 2013]). Возникновение генетики поведения как науки относят к 1960 г., когда в свет вышла ставшая классической монография Д. Фуллера и В. Томпсона «Behavior Genetics»). Отметим, что в книге Д. Скотта и Д. Фуллера [Scott, Fuller 1965; 1998], посвященной генетике и социальному поведению собак, были достаточно подробно изложены довоенные эксперименты Л. В. Крушинского по генетике оборонительного поведения собаки (см. [Крушинский 2006]). «Behavior Genetics» послужила руководством для большого числа исследователей, и начиная с 1960-х гг. было продемонстрировано существование генетического контроля практически всех форм поведения животных. Эти данные обобщены в многочисленных обзорах и монографиях, только малая часть которых может быть упомянута в этой статье ([Fuller 1978; Hay 1985; Goldowitz et al. (eds) 1992; Зорина и др. 1999; 2013; Wahlsten 2011; 2012; Williams, Mulligan 2012] и др.). Наряду с генетическим и мутационным анализом в нейрогенетике и генетике поведения в настоящее время успешно используют новые генетические и молекулярно-биологические методы, позволяющие выявить участие дискретных генетических элементов в контроле определенных признаков (напр., [Hager et al. 2010; Williams et al. 1998] и мн. др.).

Основной трудностью в проведении генетических исследований поведения является исключительная сложность анализируемых признаков. Один из объектов, о поведении которых известно достаточно много и который хорошо изучен генетически, — это лабораторная мышь ([Goldowitz et al. (eds) 1992; Crabbe et al. 1999; Xiao et al. 2010; Wahlsten 2011] и др.). У нее описано значительное число моногенных

и хромосомных мутаций, влияющих, в частности, на мозг и поведение ([Boake et al. 2002; Lalonde, Strazielle 2007; Williams, Crawley 2008; Wahlsten 2012; Shih et al. 1999] и др.).

Наибольшие трудности встречаются при генетическом исследовании высших когнитивных способностей животных ([Lipp et al. 1989; 1996; Schwegler et al. 1996; Upchurch, Wehner 1989; Upchurch et al. 1988; Wehner et al. 1997; Lipp, Wolfer 1998; Steinberger et al. 2003] и др.).

В работах лаборатории Л. В. Крушинского элементарная рассудочная деятельность была исследована у большого числа видов млекопитающих и птиц, главным образом с использованием теста на способность животных к экстраполяции¹, т. е. их умения оперировать закономерностями перемещения предметов. Данные, накопленные лабораторией, показали, что существуют не только межвидовые различия в выраженности этой способности, но и ее индивидуальная изменчивость. Грызуны, наиболее подходящий объект для генетических и физиологических исследований, оказались «критическими» по проявлению этой способности — у лабораторных крыс и мышей она выражена весьма слабо. В 1960-е гг. в лаборатории Л. В. Крушинского была проведена большая экспериментальная работа по оценке способности к экстраполяции у мышей нескольких инбредных линий. Ее результаты (к сожалению, так и не опубликованные), а также данные последующих экспериментов показали, что доля правильных решений этого теста у мышей не превышают 50 % случайный уровень. Следующим этапом было сравнение способности к экстраполяции у диких и одомашнированных форм лис и серых крыс. В этих экспериментах были получены первые сведения о существовании генетической основы в решении животными элементарных логических задач. Дикie формы обнаруживали высокий уровень правильных решений, тогда как одомашненные формы выполняли тест на более низком уровне. В то же время попытка дальнейшего исследования генетических различий в способности крыс к экстраполяции путем селекционного эксперимента была неудачной ([Крушинский и др. 1975], рис. 2 см. ст. Перепелкиной и др. в наст. монографии).

Поведение мыши в условиях теста на экстраполяцию определяется многими внутренними и внешними факторами. Помехой в успешном решении теста могут быть особенности процесса внимания, боязнь ситуации теста, гормональный фон и т. п. Поскольку у тестированных нами групп лабораторных мышей уровень решения

¹ Определение этого термина приведено в Предисловии. Определение способности к экстраполяции, более близкое к схеме физиологического эксперимента, см. в статье Перепелкиной и др. в настоящей книге.

задачи на экстраполяцию только изредка отличался от случайного, встал вопрос о направленном поиске групп животных, которые решали бы задачу на достоверном уровне.

Одним из путей такого поиска было создание линий мышей с генетически детерминированными различиями в весе мозга путем специальной селекции, достаточно подробно описанное в литературе [Попова и др. 1978; Крушинский и др. 1978; Попова и др. 1983а; 1983б; 1983в; 1997; Маркина и др. 1999а,б; Перепелкина и др. 2006]. Кроме того, в большой работе, начатой в 1975 г. и проведенной в сотрудничестве с А. П. Дыбаном и В. С. Барановым (Институт экспериментальной медицины АМН СССР), была проанализирована способность к экстраполяции у мышей с несколькими типами отклонений в строении хромосомного аппарата (робертсоновские транслокации², реципрокные транслокации, частичные трисомии) [Крушинский и др. 1978; 1982; 1984; 1986]. В частности, появление в кариотипе робертсоновских транслокаций (мыши-носители одной из них были объектом подробного исследования) считается явлением, как минимум, нейтральным с точки зрения уровня общей жизнеспособности популяции [Gropp et al. 1982], а может вызывать и позитивные изменения в функции генома ([White 1975], цит. по: [Крушинский и др. 1986]).

Тестирование мышей разных генотипов с хромосомными aberrациями дало интересные результаты, которые кратко будут изложены ниже. Наиболее перспективными оказались мыши с РТ (слиянием) хромосом 8 и 17, описанной В. С. Барановым и получившей название Rb(8,17)1Pem.

ТЕСТИРОВАНИЕ СПОСОБНОСТИ К ЭКСТРАПОЛЯЦИИ МЫШЕЙ С ХРОМОСОМНЫМИ МУТАЦИЯМИ

У мышей ряда инбредных линий (CBA, DBA/2, C57Br, A/He, BALB/c, 101/HY) доля правильных решений задачи при первом ее предъявлении, а также при шести и более предъявлениях, достовер-

² Робертсоновские транслокации (РТ) хромосом — это слияния (центрические или тандемные) двух акроцентрических хромосом с образованием одной метацентрической или субметацентрической. При РТ, по сравнению с другими типами хромосомных перестроек, не происходит заметных изменений в количестве генетического материала. Они были обнаружены у разных видов животных, в том числе и у мышей. У грызунов (*Mus musculus*, *Elobius* sp.) были обнаружены локальные, часто соседствующие друг с другом популяции, особи которых были гомозиготны по ряду РТ [Баклушинская и др. 2010; Gropp et al. 1982].

но не отличалась от 50 %-ного случайного уровня. У мышей C57BL/6J этот показатель (в некоторых выборках) достоверно отличался от случайного уровня, тогда как в линии СВА случайный характер обходов периодически сменялся чередованием побегов к правому или левому отверстию.

Оценка эффектов частичных трисомий по аутосомам. При специальных схемах скрещиваний мышей-носителей реципрокной транслокации³ T43(16,17)H с мышами, имеющими в кариотипе робертсоновскую транслокацию Rb(16,17)6Bnr, можно получить небольшое число потомков, в кариотипе которых наряду с двумя нормальными хромосомами 17 имеется и «избыточный» участок той же хромосомы, «пересаженный» на хромосому 16 [Forejt et al. 1980].

Способность к экстраполяции тестировали у мышей с T43(16,17)H, из которых у 7 животных была частичная трисомия по хромосоме 17. Результаты тестирования представлены на рис. 1. Мыши, гомозиготные по T43H, обнаружили высокую долю правильных решений теста, а наличие трисомии ее не снизило. Особенно высокий уровень решения задачи мышами с этой трисомией был при ее 1-м предъявлении. Уровень локомоторной активности мышей-трисомиков (число пересеченных квадратов в тесте «открытого поля») не отличался от такового у животных с нормальным числом хромосом и таким же генетическим фоном [Крушинский и др. 1981a].

В то же время влияние трисомии по фрагменту другой хромосомы было иным. Оценивали способность к экстраполяции у мышей с реципрокной транслокацией T6(14,15)Ca. Среди них также можно найти мышей с маленькой дополнительной «маркерной» хромосомой T6 (состоящей из небольших участков хромосом 14 и 15). Ни у гомозиготных по этой транслокации мышей, ни у мышей с трисомией по T6 способность к экстраполяции практически не обнаруживалась. У мышей с трисомией по T6 была снижена и способность к обучению [Федоров и др. 1973]. Нарушения поведения мышей при трисомии по T6 не вызвали удивления, поскольку известно, что трисомии по некоторым аутосомам отрицательно влияют на развитие ЦНС и психику человека (наиболее известный пример — синдром Дауна). У мышей с трисомией по большей части хромосомы, синтенной (подобной по содержащимся в ней генам) хромосоме 21 человека, показано снижение показателей когнитивного поведения (тест Морриса) (напр., [Sago et al. 1998]). Неожиданным оказался факт, что при частичной

³ Реципрокная транслокация хромосом — тип хромосомной перестройки, при которой 2 хромосомы (негомологичные) обмениваются участками, что связано минимум с двумя разрывами хроматид.

трисомии по хромосоме 17 ухудшения решения теста на экстраполяцию (достаточно сложного адаптивного признака) обнаружено не было, и даже выявилась тенденция к его улучшению. Таким образом, частичная трисомия по фрагментам *разных* аутосом не одинаково сказывалась на результатах теста на экстраполяцию.

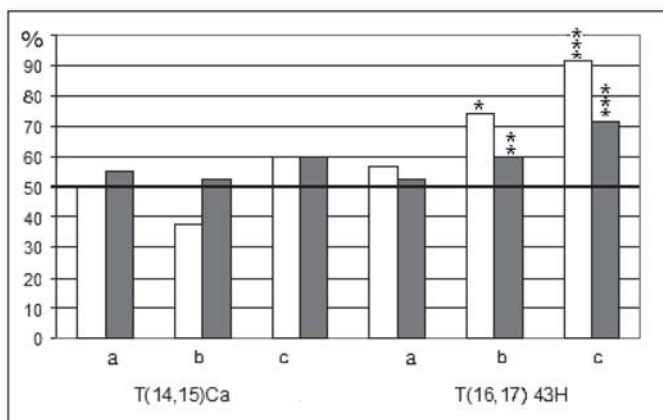


Рис. 1. Решение задачи на экстраполяцию направления движения стимула мышами с реципрокными транслокациями и частичными трисомиями аутосом. По оси ординат — доля правильных решений теста. Обозначения: белые столбики — данные 1-го предъявления задачи, серые — суммарные данные за 6 предъявлений, T(14,15)Ca: мыши, гетерозиготные (a), гомозиготные (b) по реципрокной транслокации 14 и 15 хромосом, а также мыши-трисомии (c) с маркерной хромосомой T6. T(16,17)43H: мыши гетерозиготные (a), гомозиготные (b) по реципрокной транслокации 16 и 17 хромосом, а также мыши-трисомии (c) с частичной трисомией по фрагменту 17 хромосомы.

*, **, *** — достоверно отличается от 50 % случайного уровня при $p < 0,05$, $0,01$ и $0,001$ соответственно.

Для характеристики эффекта слияния хромосом Rb(8,17)11em на поведение мышей было проведено, в частности, сравнение поведения специально выведенных попарно различающихся линий мышей. Это были: мыши линий CBA и C57BL/6J с нормальным кариотипом (далее CBA/N и BL/N) и новые инбредные линии CBA/Rb и BL/Rb, в кариотип которых путем специальной системы скрещиваний была перенесена Rb(8,17)11em.

Оценка эффектов робертсоновских транслокаций хромосом. Оценка способности животных к экстраполяции⁴, как «индикатора» про-

⁴ Способность к решению задачи на экстраполяцию оценивали в специальной камере (см. рис. 1 в статье Перепелкиной и др.) после суточной водной и пищевой депривации. Случайным принимали уровень выполнения теста на 50 % уровне. Успешность решения задачи оценивали как долю правильных решений задачи, выраженную

явления элементарной рассудочной деятельности была центральным тестом в этих исследованиях, и данные этого теста сопоставлялись со способностью к обучению и другими показателями поведения. Способность к экстраполяции была тестирована у мышей с рядом РТ — Rb(8,17)1Iem, Rb(5,19)1Wh, Rb(6,15)1Ald, Rb(9,14)6Bnr, Rb(16,17)7Bnr. За исключением мышей с Rb(8,17)1Iem, при всех указанных РТ превышения доли правильных решений задачи на экстраполяцию над 50 % случайным уровнем не наблюдали. У мышей с Rb(8,17)1Iem показатели решения теста с разной степенью достоверности превосходили 50 % случайный уровень.

Важно было выяснить, какие друг друга не исключают факторы могут быть причиной этого явления. Первый из них — это благоприятствующий формированию признака генетический фон той популяции, в которой возникла данная РТ (т. е. многочисленные локусы, влияющие на поведение, локализацию которых было практически невозможно провести); второй фактор — фиксация в новой «двойной» хромосоме каких-то локусов, которые у мышей данной популяции несли благоприятные для данного признака аллели и не утратили их в последующих поколениях (поскольку при РТ снижается процент кроссинговера, [Gropp, Winking 1982]). Третьим фактором могли быть изменения, возникшие в функции генома именно вследствие слияния данных хромосом. Перечисленные выше возможные причины обнаруженных отличий в поведении мышей с Rb(8,17)1Iem были проанализированы в специальных экспериментах [Крушинский и др. 1986].

В целях анализа возможного влияния первого фактора были выведены линии мышей с генетическим фоном, сходным с таковым у мышей с РТ и без РТ. Мышей, гомозиготных по Rb(8,17)1Iem, скрещивали с животными двух инбредных линий CBA (CBAN) и C57BL/6J (BLN). После восьми поколений таких скрещиваний гетерозиготные по Rb(8,17)1Iem мыши (в каждой из двух популяций) скрещивались между собой, а их гомозиготных по РТ потомков далее размножали путем братско-сестринского скрещивания в течение 12 поколений для создания генетического фона, близкого к инбредному. Результаты тестирования мышей ранних поколений этого скрещивания и инбредных животных новых линий со «слившейся» хромосомой Rb(8,17)1Iem представлены в табл. 1.

в процентах от числа животных для первого предъявления теста или от общего числа ее предъявлений (если оцениваются результаты множественных предъявлений теста). Отличие этой доли от случайного уровня оценивали методом Фишера для альтернативных долей.

Отметим, что мыши групп 3 и 5, т. е. инбредные мыши линии СВА с Rb(8,17)1Iem в кариотипе, решают задачу в достоверном большинстве случаев, тогда как мыши контрольных групп (линия СВА и сибсы гибридов с нормальным кариотипом) — ее не решают.

Таким образом, можно сделать заключение, что первый из упоминавшихся факторов, т. е. общий генетический фон линии, влияет на показатели решения задачи — мыши с Rb(8,17)1Iem и генетическим фоном линии СВА решали задачу хуже, чем животные исходной популяции с РТ (группа 1 в табл. 1) (см. также рис. 2).

Для анализа возможной роли второго фактора (фиксации «благоприятных» для решения теста аллелей, локализованных в хромосомах, вовлеченных в слияние) были тестированы мыши с РТ тех же хромосом — Rb(8,17) 6Sic, возникшей независимо в популяции диких мышей [Gropp et al. 1982], любезно предоставленных проф. А. Гроппом (Любек, ФРГ). Все мыши этой небольшой группы ($n = 14$) решили задачу правильно при ее первом предъявлении, а за 1—6 предъявления доля правильных решений составила 84,0 %, что достоверно ($p < 0,001$) превышает случайный уровень (рис. 2).

Таблица 1

Решение задачи на экстраполяцию мышами разных генотипов.

Здесь и далее успешность решения дана в виде доли правильных решений.

Жирным шрифтом выделены группы с Rb(8,17)1Iem.

(N — число животных)

Гр.	Поклоение	Генотип	N	Доля правильных решений задачи на экстраполяцию	
				1 предъяв.	1—6 предъяв.
1	F2—F4	Rb(8,17)1Iem на фоне BLN (гетерозиготы)	33	75,6*	66,2*
2	F2	сибсы гр. 1 с норм. кариотипом	16	87,5*	61,3**
3	F2—F6	Rb(8,17)1Iem на фоне СВА (гетерозиготы)	37	72,6*	62,0*
4	F2—F3	сибсы гр. 3 с норм. кариотипом	23	60,9	50,2
5	F12—F13	Rb(8,17)1Iem на фоне СВА (гетерозиготы)	62	69,3*	61,9**
6		мыши линии СВА	40	55,0	53,5

*,** — достоверно отлично от 50 % случайного уровня, $p < 0,05$, $p < 0,01$ соответственно

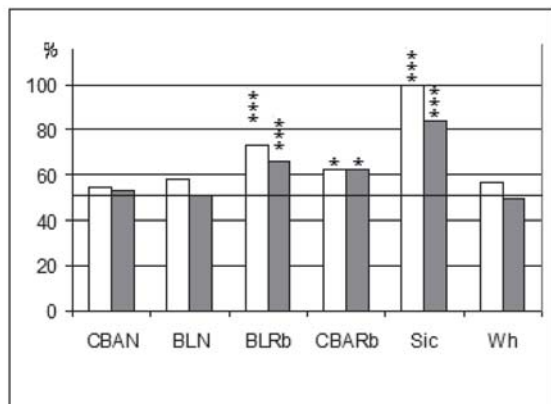


Рис. 2. Решение мышами разных генетических групп задачи на экстраполяцию направления движения стимула. По оси ординат — доля правильных решений теста. Обозначения: белые столбики — данные 1-го предъявления задачи, серые — суммарные данные за 6 предъявлений. CBAN — мыши линии CBA с нормальным кариотипом, CBARb — мыши с PT Rb(8,17) Пет на генетическом фоне CBA, BLN — мыши линии C57BL/6J, BLRb мыши с PT Rb(8,17) Пет на генетическом фоне C57BL, Sic — потомки диких мышей с PT Rb(8,17)6Sic, Wh — мыши с PT Rb(5,19)1Wh.

*, **, *** — достоверно отличается от 50 % случайного уровня при $p < 0,05$, $0,01$ и $0,001$ соответственно

Таким образом, слияние тех же хромосом, что и у Rb(8,17)1Пет, но возникшее независимо, также повлияло на решение логической задачи. Таким образом, возможное влияние второго из упомянутых выше факторов можно было исключить.

Способность мышей с Rb(8,17)1Пет к решению задачи на экстраполяцию можно с большой вероятностью связать именно со слиянием хромосом 8 и 17 и, соответственно, с изменением в функции этих участков генома.

Тестирование способности мышей к экстраполяции в «радиальной камере». У мышей с Rb(8,17)1Пет была проанализирована способность к экстраполяции при радиальном перемещении корма. Если в стандартном тесте на экстраполяцию движение корма возможно только вправо или влево от центрального отверстия, то в специально сконструированной камере корм мог перемещаться в одном из 5 направлений, и выбор «правильного» практически не мог определяться тенденцией животного к альтернативному чередованию направления перемещения⁵, как это могло случаться при решении задачи на

⁵ Эта «радиальная» камера имела форму цилиндра (диам. 40 см, выс. 20 см). В полу камеры, в центре, а также по ее периметру на равном расстоянии друг от друга

экстраполяцию при традиционном перемещении корма вправо или влево.

У мышей с Rb(8,17)1Em был отмечен достоверно отличный от случайного уровень решения задачи на экстраполяцию при радиальном устройстве камеры (62 %), тогда как у мышей линии CBA выбор «правильной» поилки происходил на случайном уровне (25 %).

АНАЛИЗ ДРУГИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОВЕДЕНИЯ МЫШЕЙ С Rb(8,17)1EM КАК ВОЗМОЖНЫХ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ВЫПОЛНЕНИЕ ИМИ ТЕСТА НА ЭКСТРАПОЛЯЦИЮ

Оценка уровня пищевой мотивации. Еще одним фактором, способным повлиять на выполнение мышами теста на экстраполяцию, может быть возможное различие в уровне пищевой мотивации, формирующейся у мышей разных генотипов под влиянием одинаковой по длительности пищевой депривации. Специальные эксперименты показали отсутствие межлинейных различий по объему выпиваемого мышью молока в домашней клетке после суточной депривации. Одним из косвенных индикаторов при голодании и алиментарном дефиците (а также пищевой мотивации) является относительная потеря веса после 24 час. депривации. При оценке массы тела животных было обнаружено, что мыши линии CBAN весили больше, чем мыши других групп, и относительная потеря веса у них была (в части опытов) меньше, чем у обеих линий BL, и несколько меньше, чем у CBA Rb (в последнем случае не всегда достоверно). Мыши групп BLN и BL Rb по этому признаку не различались. Поскольку в тех сериях опытов (см. ниже), в которых использовались все 4 линии, наибольшие различия в поведении обнаруживались между парой линий BL, то представляется маловероятным, чтобы различия в поведении были бы связаны с более низким уровнем пищевой мотивации у мышей CBA.

Определяли также время, в течение которого мышь выпивала то же количество молока (0,1 мл), что и в опыте. Оказалось, что мыши обеих групп с Rb(8,17)1Em обнаружили тенденцию выпивать фиксированный объем молока с меньшим числом «отвлечений». Число дискретных подходов к поилке во время выпивания всей порции

были отверстия, под которыми размещались поилки. Глубина расположения поилки была такой, что мышь могла видеть в ней молоко только с расстояния 1,5 см и ближе. Проводили также «уравновешивание» источников запаха. В опыте поилка занимала центральное положение, а после того, как мышь начинала пить молоко, перемещалась по одному из 5 радиусов и оказывалась под одним из периферических отверстий. Уровень случайного выполнения теста в данном варианте установки составлял 20 %.

молока было у них достоверно меньше, чем у мышей с нормальным кариотипом.

Оценка способности к обучению с пищевым подкреплением. Различия в способности к решению теста на экстраполяцию между мышами с Rb(8,17)Het и мышами с нормальным кариотипом сопоставляли с их способностью к обучению. Обучение мышей двигательному пищеводобывательному навыку проводили, используя схему, в которой движения побежки были максимально сходными с движениями, которые мышь совершает при решении задачи на экстраполяцию. С этой целью была использована модификация «экстраполяционной» камеры⁶. Мышь считали усвоившей навык при осуществлении минимум 7 из 10 побегов за 5 с и менее. В следующий после достижения этого критерия день у такого животного осуществляли «переделку» навыка. Боковой отсек, бывший до этого открытым, закрывали и открывали ранее недоступный, начиная подкреплять подход мыши к другому боковому отверстию. Успешность обучения группы мышей оценивали по укорочению латентного периода (ЛП), по доле в группе животных, достигших критерия, а также по скорости его достижения и числу «переделок» навыка. У мышей с Rb(8,17)Het к пятому дню обучения было обнаружено отчетливое и достоверное укорочение ЛП (рис. 3). Среди них критерия обученности достигли 16 из 17 животных, причем большая часть — на 2-й день обучения. За пять опытов некоторые мыши осуществили по три переделки. У 19 (из 29) мышей линии CBAN к пятому дню опытов произошло укорочение ЛП реакции (рис. 3). Условного критерия обученности достигли 10 из них, однако это произошло на более поздних этапах обучения, чем у мышей с Rb(8,17)Het. После переделки навыка ни одна из мышей CBAN повторно критерия не достигла. Соответствующие доли животных обеих групп достоверно ($p < 0,001$) различаются, что можно считать указанием на то, что мыши с Rb(8,17)Het обладают способностью к более быстрому усвоению навыка при пищевом подкреплении, чем мыши с нормальным кариотипом.

Пространственная конфигурация камер для обучения и для тестов на экстраполяцию была идентична, и поскольку у мышей Rb(8,17)Het было обнаружено более выраженное укорочение ЛП реакций в ходе опытов, представляло интерес выяснить, не происходит ли при этом такого же ускорения побежки при многократных тестах на экстраполяцию.

⁶ В этой модификации животному были доступны только 2 отверстия — центральное и одно из боковых. Для получения пищи мышь обучалась бегать от первого отверстия ко второму [Крушинский и др. 1982]. Обучение вели 5 дней по 10 предъявлений в опыте и оценивали латентный период (ЛП) подхода к боковой поилке.

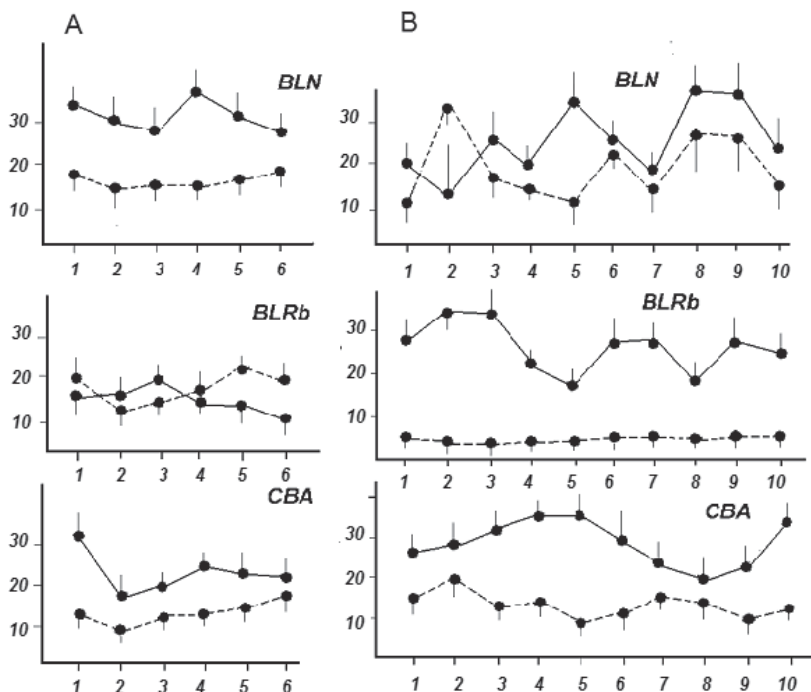


Рис. 3. Средние ЛП (сек, ось ординат) выполнения двигательной реакции (побежки) в тестах на экстраполяцию (А) и на обучение (В) в первый и последний дни опытов у мышей трех групп. По оси абсцисс — предъявления теста в течение одного дня

Оказалось, что у мышей линий CBAN и BLN такое укорочение действительно произошло и почти для всех предъявлений оно было достоверным ($p < 0,05$), тогда как у мышей с Rb(8,17)Het этой тенденции не наблюдали (рис. 3). Оптимизация поведения мышей в этом тесте заключалась в ускорении всех побегов, и, видимо, большинство из этих животных не улавливало логической структуры задачи. Отсутствие такого ускорения у мышей с Rb(8,17)Het может означать, что они решают данную задачу на основе улавливания ее элементарной логики. Это может быть дополнительным доказательством того, что характер поведения у многих мышей с Rb(8,17)Het при предъявлении им задачи на экстраполяцию оказывается принципиально иным, чем у мышей других групп.

Таким образом, мыши разного генотипа ведут себя в тесте на экстраполяцию по-разному — у мышей с Rb(8,17)Het решение осуществляется на основе улавливания определенной «структуры» за-

дачи, тогда как у CBAN и BLN формируется условно-рефлекторный двигательный навык (очевидно, что не со 100% подкреплением).

Оценка способности к обучению с болевым подкреплением. Способность к обучению сравнивали у этих же групп мышей и при формировании навыка активного избегания удара током в челночной камере [Полетаева, Якушин 1985]⁷. Оказалось, что доли реакций избегания у мышей линии CBAN в течение всего периода опытов были достоверно ниже, чем у мышей с Rb(8,17)1em и BLN. В то же время у мышей BLN доля реакций избегания была выше, чем у мышей с транслокацией (в 3 и 5 опытах достоверно). Таким образом, различия в поведении были обнаружены и при обучении на основе оборонительной мотивации. В этой выборке животных доля правильных решений теста на экстраполяцию достоверно превышала случайный уровень (76,9%) у мышей с Rb(8,17)1em и не превышала его у обеих линий (BLN — 52,3%, CBAN — 53,2%). Поскольку быстрее всех обучались мыши BLN, то можно заключить, что это их свойство не обязательно коррелирует со способностью к экстраполяции. Следует помнить, что успех обучения реакции избегания в челночной камере есть результат не только ассоциативных способностей, но также уровня болевой чувствительности и способности переносить боль. Способность животного противостоять стрессу в такой ситуации может в большей степени определить успешность научения, нежели собственно ассоциативные способности. Это положение было четко продемонстрировано в исследованиях особенностей стресс-реактивности у двух линий крыс, селектированных на быстрое и медленное формирование реакции избегания в челночной камере (RHA и RLA линии, см. [Lopez-Aumatell et al. 2009]). Превосходство мышей BLN над BLRb было обнаружено и в тесте с обучением в водном лабиринте Морриса, в выполнении которого также важен оптимальный уровень стресс-реактивности животного.

Обучение пространственному навыку в водном лабиринте Морриса относят к категории когнитивных процессов, поскольку успешно научиться находить невидимую платформу животное может только при формировании у него пространственного представления (когнитивной карты) [Зорина и др. 1999; 2013]. Работа была выполнена на небольших выборках мышей (самок) в Институте анатомии Университета Цюрих-Ирхель (Швейцария). У мышей с РТ (CBARb и C57BL/6Rb) и у контрольных животных (CBA и C57BL/6) определяли также спо-

⁷ Условный сигнал (тон, 1000 Гц) давали на 5 с, после чего к нему присоединяли безусловный раздражитель — эл. ток силой (500 мкА), через 5 с звук выключали, а еще через 5 с выключали ток.

способность к экстраполяции и исследовали поведение в тесте «открытое поле» [Leitinger et al. 1994]. Все мыши, за исключением группы BLRb, успешно усвоили навык отыскания подводной платформы и их показатели в целом были сходны с таковыми мышей других линий, тестированных ранее (напр., [Schöpke et al. 1991]).

У мышей BLRb длина пути в первый день теста была больше, чем у BLN, на третий день они выполняли тест хаотично, и только одна мышь из 8 регулярно находила платформу. У BLRb время пассивного плавания (зависания) было больше, чем у BLN. К 5-му опытному дню все мыши этой группы научились находить платформу, но делали это медленнее, чем животные других генотипов. Трехфакторный ANOVA показал, что в фазе усвоения навыка имеют место достоверные и независимые влияния линии ($p = 0,0085$) и РТ ($p = 0,012$) на длину пути. Эффект транслокации был связан в большей степени с различиями между линиями BL (с нормальным кариотипом и с РТ) и в меньшей — с различиями между линиями CBA. Достоверные и независимые влияния линии ($p = 0,0099$) и РТ ($p = 0,050$) были обнаружены также для времени поиска платформы в соответствующем квадранте.

Анализ траекторий перемещения животных в бассейне при поиске платформы показал, что пересечение старого места ее расположения в течение первых двух предъявлений теста после переделки обнаруживает только достоверный эффект РТ ($p = 0,031$), но не межлинейных различий. Достоверный эффект РТ ($p = 0,007$) был отмечен для времени зависания, т.е. времени пассивного плавания, которое было очень характерно для мышей BLRb. В пользу существования эмоционального фактора (испуга или общего состояния стресса), препятствовавшего усвоению навыка в водном лабиринте мышами BLRb, говорит достоверно большее, чем у других групп, время, проведенное в пассивном плавании. Развитие у этих мышей интенсивного стресса косвенно подтверждается проявлением у них тигмотаксиса — стремления держаться ближе к стенке бассейна и избегать его середины. Очевидно, что такая стратегия препятствует отысканию платформы.

В тесте «открытое поле» значительных межлинейных различий обнаружено не было. Эффект РТ выражался в несколько большей скорости передвижения мышей с Rb(8,17)Het, а также в большей «искривленности» их пути, т.е. в большем числе поворотов. Различия в решении теста на способность к экстраполяции в этой выборке были такими же, как и в других экспериментах. По данным 1-го предъявления мыши обоих генотипов с РТ решили задачу правильно в 70,6 % случаев, а мыши с нормальным кариотипом — в 60 % (1-е предъявление).

ние). По данным 6 предъявлений доля правильных решений у мышей с Rb(8,17)Het достоверно ($p < 0,001$) превышала случайный уровень, тогда как у мышей с нормальным кариотипом она не отличалась от 50 % случайного уровня. Интересно отметить, что общие темпы «работы» мышей группы BLRb в тесте на экстраполяцию были выше, чем у мышей обеих групп СВА, что контрастирует с их «отставанием» в водном лабиринте (их путь к платформе был более долгим).

Можно сделать вывод, что влияние Rb(8,17)Het на способности к экстраполяции и к обучению пространственному навыку оказалось разнонаправленным. Возможными причинами сниженной способности мышей-носителей Rb(8,17)Het к пространственному обучению могут быть формирование у них стресс-реакции на пребывание в аномальной среде и их повышенная реактивность к внешним стимулам. Таким образом, хромосомная мутация — слияние хромосом 8 и 17 — обнаруживает свой эффект на уровне сложной поведенческой адаптации, поскольку мыши с Rb(8,17)Het в целом проявили более высокую способность к экстраполяции, чем мыши большинства других групп, тестируемых в наших экспериментах. Эти данные, а также результаты тестирования мышей с двумя типами трисомий могут свидетельствовать о дифференциальном участии разных участков генома в определении функции ЦНС и поведения. Можно допустить, что хромосома 17 кариотипа мыши (например, районы H-2 и t-локуса) играет существенную роль в формировании свойств ЦНС, что может отражаться и на адаптивных способностях индивидуума.

Корреляционный анализ способности к экстраполяции с другими показателями поведения. Корреляционный анализ организации поведения мышей в ряде тестов был проведен с целью более подробной характеристики его особенностей у мышей с Rb(8,17)Het. Мы предположили, что корреляционные связи между элементами поведения могут различаться у животных разных генотипов и количественно, и по структуре, т. е. отдельные показатели поведения у животных одного генотипа могут достоверно коррелировать между собой, тогда как у другой группы такие связи могут либо отсутствовать, либо быть недостоверными. Выявление корреляций между отдельными признаками поведения, например, уровнем двигательной активности, эмоциональности, индексами обучения или ответа организма на фармакологические препараты и т. д. может отражать как истинно существующие, функционально значимые связи между реакциями, имеющими сходные мозговые механизмы, так и случайные ассоциации [Зорина и др. 1999; 2013]. Последнее означает, что различия в характере корреляционных связей между фенотипическими вели-

чинами у неродственных между собой линий не всегда могут быть отражением истинно существующих генетических различий между линиями. В то же время если, как это было в случае нашей генетической модели, между линиями имеется высокая степень родства (BL и BLRb, CBA и CBAРb), то сходство характера корреляций у таких попарно сходных / различных линий может отражать сходство механизмов, определяющих вариации признаков у этих генотипов.

Таблица 2

Абсолютные значения признаков поведения мышей разных генотипов

Номера групп мышей: 1 — BLRb, 2 — CBAРb, 3 — CBA

Линии мышей				
Признак	BLRb 1	CBAРb 2	CBA 3	t **
1*	8,12 ± 0,91	13,76 ± 0,92	15,16 ± 1,12	4,62 (1–3)##
2*	15,3 ± 2,36	11,00 ± 1,78	12,59 ± 1,94	1,41 (1–2)
3*	2,59 ± 0,77	2,03 ± 0,48	1,31 ± 0,20	0,79 (1–3)
4*	2,28 ± 0,42	1,40 ± 0,30	2,81 ± 0,35	3,06 (2–3)#
5*	3,00 ± 0,18	2,63 ± 0,21	2,47 ± 0,23	1,58 (1–3)
6*	4,47 ± 0,19	4,07 ± 0,18	3,69 ± 0,21	2,75 (1–3)#
7*	1,62 ± 0,21	1,77 ± 0,21	1,37 ± 0,21	1,79 (1–3)
8*	29,69 ± 3,77	26,63 ± 2,96	29,00 ± 4,96	0,64 (1–2)
9*	39,03 ± 5,64	26,73 ± 4,63	29,97 ± 4,97	1,63 (1–2)
10*	34,00 ± 4,60	26,73 ± 4,19	23,31 ± 3,33	1,77 (1–3)
11*	31,16 ± 5,19	23,37 ± 4,92	18,19 ± 3,33	2,75 (1–3)#
12*	24,97 ± 5,41	27,47 ± 4,17	32,16 ± 5,77	0,55(1–2)
13*	16,05 ± 0,80	25,93 ± 4,95	25,81 ± 6,28	0,40 (1–3)
14*	52,41 ± 5,83	14,35 ± 0,66	13,11 ± 0,51	3,09 (1–3)#
15*	52,41 ± 5,83	76,23 ± 13,56	66,31 ± 4,57	1,61 (1–2)
16*	2,25 ± 0,25	2,33 ± 0,32	5,62 ± 2,57	1,31 (1–3)

* — Тесты: 1 — число «норковых» реакций, 2 — число вставаний, 3 — число умываний, 4 — число актов дефекации и уринации, 5 — успешность решения задачи на экстраполяцию (в баллах) при первом предъявлении, 6 — то же за 1–6 предъявлений, 7 — число «целенаправленных» правильных решений, 8–13 — латент-

ные периоды решения задачи с 1-го по 6-е предъявления 14 — относительная потеря веса (%) после 24 часов голодания, 15 — время выпивания 0,1 мл порции молока (сек.), 16 — число подходов к пище за это время.

** — величины критерия Стьюдента при попарном сравнении наиболее различающихся средних значений признаков (номера групп даны в скобках).

#, ## — различия достоверны соответственно при $p < 0,01$ и $p < 0,001$

Однонаправленные различия, или сходный характер корреляций у мышей разных генотипов, имевших в кариотипе РТ, могут отражать сходные вариации в работе соответствующих мозговых механизмов, с большой вероятностью связанные именно с этой мутацией.

Эти эксперименты проводили на мышах (самцах) с $Rb(8,17)1em$ на генетическом фоне двух линий — линии, практически идентичной линии BLN (71 жив.), и линии СВА (35 жив.), а также у мышей линии СВА с нормальным кариотипом (44 жив.). По техническим причинам в этом эксперименте нам не удалось использовать мышей линии BLN. Тестировали ориентировочно-исследовательское поведение, способность к экстраполяции и организацию пищевого поведения [Салимов, Полетаева 1992]. По данным разных тестов мы получили 16 показателей, наименования и значения которых приведены в Таблице 2. Различия средних величин признаков у мышей данных групп в целом совпали с обнаруженными ранее, тогда как некоторые не обнаружили закономерных межлинейных различий.

Коэффициенты корреляций всех признаков были рассчитаны для каждой из изучавшихся групп. Соответствующие корреляционные матрицы приводятся в статье (см. [Там же])⁸. Для проведения факторного анализа корреляционных матриц был использован метод главных факторов, преимуществом которого является то, что он дает единственное решение для данной совокупности параметров относительно выявляемых факторов. В отличие от метода главных компонент, данный метод не требует принятия предварительного решения о количестве главных факторов, выбранных для определения. Достоверность различий количественных признаков проводили по методу Стьюдента, а ранговых показателей — с помощью точного метода Фишера при $p < 0,05$.

⁸ Факторный анализ построен на изучении корреляций множества признаков. Сам фактор понимается как причина совместной изменчивости нескольких исходных переменных. Для расчета так называемой компонентной матрицы используется исходная матрица корреляций. Далее последовательно определяются скореллированные переменные, корреляция которых будет объяснять разные доли дисперсии. Анализ корреляций исходных данных и факторный анализ с процедурой вращения «Варимакс» были выполнены с помощью стандартного пакета программ «Scientific subroutines package» (Digital equipment Corporation, 1980).

Анализ данных, представленных в таблице 2, позволяет дать предположительную интерпретацию выявленных факторов⁹, которым присвоены порядковые номера в соответствии с их расположением в группе мышей с Rb(8,17)11em (в скобках даны номера соответствующих факторов у двух других групп). Ниже представлено описание основных нагрузок¹⁰ на факторы, выявленных в результате проведенного анализа.

Фактор 3 (ф. 2 — CBA/Rb, ф. 2 — CBA) — «структурированность пищевого поведения». Он обнаруживает достоверную связь с числом подходов и временем выпивания молока после суточного голодания (при оценке пищевой мотивации). Эта связь тривиальна (чем чаще мышь отвлекается и прерывает питье, тем дольше выпивает порцию молока), и она наиболее сильна у CBA/N, хотя достоверна и у других групп. Эти показатели достоверно коррелируют с потерей массы при голодании только у мышей CBA, а у мышей с Rb(8,17)11em — отсутствуют. У мышей с Rb(8,17)11em этот фактор не имеет значимой нагрузки на показатели решения задачи на экстраполяцию, тогда как у CBA/Rb достоверную положительную связь с ним имеет решение задачи при первом предъявлении. Иными словами, «структурированность пищевого поведения» не сказывается на решении задачи мышами с Rb(8,17)11em, а у мышей с генотипом CBA/Rb склонность животного к прерыванию приема пищи способствует адекватному решению задачи при 1-м предъявлении. Можно полагать, что «навязанный» животному перерыв в приеме пищи (отодвигание поилки) в момент, когда у него нет «склонности» к такому перерыву, мешает правильности решения задачи. Большая частота перерывов в приеме пищи может способствовать более частому совпадению отодвигания поилки с естественным перерывом в питании. Таким образом, этот фактор имеет разную структуру у мышей разного генотипа.

Фактор 4 (ф. 4 — CBA/Rb, ф. 1 — CBA) — «страх». Он достоверно и положительно коррелирует с уровнем эмоциональной реактивности (в тесте «открытое поле») и с одним из ЛП в тесте на экстраполяцию. Это означает, что у мышей всех групп возникновение страха замедляет подходы к боковому отверстию, и, наоборот, в его отсутствие мыши решают задачу быстро.

⁹ Факторы, выявленные у мышей CBA/Rb и CBA, при последующем обсуждении рассматриваются по номерам в соответствии с их расположением в группе мышей с Rb(8,17)11em, а в скобках даны номера соответствующих факторов у двух других групп.

¹⁰ Факторные нагрузки переменных в компонентной матрице отображают степень взаимосвязи соответствующих переменных и факторов. Чем больше значение нагрузки, тем сильнее связь переменной с фактором, тем больше данная переменная обусловлена действием соответствующего фактора.

Фактор 5 (ф. 1 — CBA_{Rb}, ф. 6 — CBA) — «потеря массы» достоверно связан с величиной относительной потери веса при суточном голодании и лишении воды, т.е. с реакцией организма на голод. У мышей с Rb(8,17)Het потеря веса не связана с успешностью решения задачи на экстраполяцию, тогда как у мышей CBA обеих групп (как упоминалось выше) потеря веса после голода отрицательно коррелирует со способностью к решению теста при 1-м предъявлении (но у CBA_{Rb} — недостоверно). Таким образом, данный фактор также обнаруживает разную структуру у мышей разного генотипа.

Группа факторов «экстраполяция». Фактор 1 (ф. 1 — CBA_{Rb}, ф. 4 — CBA). Он достоверно и положительно связан с баллом решения задачи на экстраполяцию¹¹ при первом предъявлении и с величинами ЛП во 2—4-м предъявлениях теста. Иными словами, чем выше показатели решения задачи при первом ее предъявлении, тем медленнее осуществляется решение в следующей части опыта. Можно полагать, что совершенствование двигательного навыка побежки за пищей в ситуации теста не только не ускоряется правильностью решения задачи на экстраполяцию, но в какой-то степени и задерживается. Выше описывались данные по различиям между группами мышей в изменениях скорости побежки при решении задачи на экстраполяцию и при формировании сходного по «двигательному» компоненту условно-рефлекторного навыка. Корреляционный анализ также выявляет сходный феномен. Возможно, что такая зависимость характерна и для решения задачи на экстраполяцию в целом, поскольку данный фактор имеет сходную структуру у мышей всех трех групп, хотя абсолютная величина нагрузки от него на показатели решения задачи на экстраполяцию при первом предъявлении выше у мышей с Rb(8,17)Het.

Фактор 7 (ф. 5 — CBA_{Rb}, ф. 3 — CBA) — «экстраполяция 2», обнаруживает тривиальную связь с высоким числом целенаправленных решений (правильных решений с латентным периодом 20 с и менее), а также с суммарным баллом решения задачи на экстраполяцию по данным 6 предъявлений. Тривиальность этой связи заключается в том, что у мышей с большим числом правильных решений целенаправленных реакций бывает больше. Была выявлена отрицательная нагрузка этого фактора на величины ЛП при 5-м предъявлении зада-

¹¹ Балл решения задачи на экстраполяцию — полезный для обработки большого массива данных интегральный показатель способа решения задачи мышью. Имеет 4 градации: 1 — неправильное решение с первым движением мыши в «неправильную сторону». 2 — неправильное решение, но первое движение животного в «правильную сторону». 3 — правильное решение теста, но первое движение в «неправильном» направлении. 4 — правильное решение теста с первым «правильным» движением.

чи на экстраполяцию у мышей с Rb(8,17)1Iem, что говорит о большем числе у них правильных целенаправленных (т. е. быстрых) решений.

Фактор 6 (ф. 1 — CBA^{Rb}, ф. 6 — CBA) — «экстраполяция 3». Видно, что у CBA^{Rb} он совпадает с фактором «экстраполяция 1». Он, по-видимому, характеризует устойчивость поведения мыши в пределах опыта, поскольку дает положительную нагрузку и на потерю веса при голодании. Большая потеря веса, видимо, способствует более медленному решению задачи. Этот фактор может отражать склонность животного осуществлять либо быстрые, либо медленные решения.

Фактор 2, (выявленный только у мышей с Rb(8,17)1Iem) — «экстраполяция 4» — дает отрицательную нагрузку на величину ЛП решения задачи на экстраполяцию при ее первом предъявлении, а положительную — на число «норковых» реакций (видоспецифические исследовательские реакции мыши, выявляемые в тесте «открытое поле»). У CBA^N эта связь отсутствует, а у CBA^{Rb} выявляется фактор 3 с иной структурой — с максимальными нагрузками на число «норковых» реакций и вставаний, но без нагрузки на показатели решения теста на экстраполяцию. Данные собственно корреляционного анализа (см. [Салимов, Полетаева 1992]) показывают, что количественные показатели ориентировочно-исследовательского поведения — стереотипные реакции вставания и заглядывания в отверстия у мышей с Rb(8,17)1Iem и CBA^{Rb} — положительно коррелируют друг с другом. Однако эти показатели (как своеобразная «мера» тенденции к исследованию новой обстановки) связаны с суммарными решениями задачи только у мышей с Rb(8,17)1Iem. В то же время эти показатели не обнаруживают такой корреляции у мышей с генотипом CBA. Возможно, что высокий уровень ориентировочно-исследовательского поведения (вставания и «норковые» реакции) связан с быстротой решения задачи (в частности и с числом целенаправленных, т. е. быстрых решений).

Таким образом, корреляционный анализ позволяет сделать следующие выводы:

1. У мышей с генотипом CBA (CBA^{Rb} и CBA^N) быстрое (но не обязательно правильное) решение задачи на экстраполяцию осуществляется на основе стереотипного выполнения локомоторной реакции.
2. У мышей всех групп правильность первого решения задачи на экстраполяцию коррелирует с более медленным решением задачи в последующих предъявлениях теста, но только у мышей с Rb(8,17)1Iem уровень исследовательской реакции коррелирует с успешностью ее решения.

3. Некоторые факторы, связанные с решением задачи на экстраполяцию, имеют сходный «рисунок» нагрузок у всех трех групп. Это позволяет заключить, что все животные решают эту задачу сходным образом, однако среди мышей с Rb(8,17)11em «решающих» животных больше.
4. Ряд факторов, связанных с решением задачи на экстраполяцию, у мышей исследованных групп различается по «рисунку» нагрузок. Эти различия, по-видимому, отражают разную способность мышей к формированию пластичной адаптивной реакции.
5. Данные факторного анализа показывают также, что показатели решения задачи на экстраполяцию имеют нагрузки не от одного, а от нескольких факторов. Это может означать, что внешне легко измеряемый признак на самом деле имеет непростую структуру — в его основе лежит достаточно сложный физиологический механизм.
6. Способность к решению этой элементарной логической задачи может обнаруживаться только при одновременном выполнении нескольких условий, точнее в тех случаях, когда у данного животного параметры ЦНС (или параметры состояния ЦНС в данный момент времени) отвечают некоторому набору требований.

Поскольку для решения задачи на экстраполяцию животное должно обладать и хорошо развитой краткосрочной памятью, и способностью улавливать закономерность перемещения стимула и адекватно строить свою ответную реакцию, мы можем предположить, что хромосомная перестройка кариотипа мыши — слияние хромосом 8 и 17 — делает эти процессы более эффективными, а поведение таких животных оказывается более «пластичным». И наоборот, мыши линий, среди которых мало животных, успешно решающих эту задачу, имеют, по-видимому, склонность к стереотипному выполнению поведенческих реакций.

При пребывании мыши в небольшом знакомом замкнутом пространстве у нее происходит угашение ориентировочно-исследовательской реакции, а какое-либо изменение в обстановке она может заметить (или не заметить) вследствие работы механизмов внимания. Достаточно очевидно, что процесс внимания «противоположен» страху (проявлению тревожности). В литературе, посвященной исследовательскому поведению мыши, вопрос о соотношении неспецифического исследовательского поведения, которое протекает в соответствии с «этологическим оснащением» животного, и процесса внимания ранее практически не рассматривался, однако в последние годы появились

исследования, анализирующие взаимосвязь этих процессов (напр., [Zheng et al. 2011; Pandolfo et al. 2012]). Видимо, они разворачиваются синхронно, но не обязательно содружественно, поскольку исследовательские реакции обладают, как известно, тенденцией к «спонтанному» и стереотипному выполнению. В то же время проявление внимания к чему-либо относится к «когнитивной» сфере и требует пластичности реакций. В настоящее время показано, что у мышей усиленная тренировка внимания сопровождалась улучшением показателей обучения и, в частности, успешности переделки навыка [Light et al. 2011; Matzel et al. 2011]. Выполнение множественных переделок навыка в настоящее время относят к проявлению когнитивных способностей (см. статью Зориной, Смирновой в наст. книге). Способность к выполнению разных по механизмам и по мотивационной основе тестов на обучение в настоящее время позволяет говорить (по аналогии с такой же латентной переменной, постулируемой в структуре интеллекта человека) о существовании общего фактора «интеллекта» мыши «g» [Galsworthy et al. 2002в; 2005; Kolata et al. 2010; Light et al. 2010; 2011]. Можно предположить, что пластичность поведения, более четко выраженная у мышей с данной РТ, связана с особенностями функции нейронных ансамблей. Такие нейронные ансамбли, судя по данным современных исследований [Mohler 2007; 2009], предположительно объединяют глутаматергические и ГАМКергические нейроны высших отделов мозга (что не исключает весьма возможное участие в этих ансамблях нейронов и другой «ергичности», см. [Kolata et al. 2010]).

Интересно отметить, что выявленная в нашей работе, условно говоря, «несовместимость» способности к решению теста на экстраполяцию со способностью к преодолению действия стрессирующих факторов была обнаружена ранее в опытах с крысами [Крушинский и др. 1975]. Мы считаем, что в селекционном эксперименте с крысами отбор животных на высокие показатели теста «сформировал» таких особей, у которых оказалась резко усиленной реакция на стрессирующую ситуацию. Данные, полученные в экспериментах с мышами, имеющими определенную РТ в кариотипе, подтверждают, что такая интерпретация может быть правильной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные выше результаты экспериментальных исследований, проведенных не в последние годы, а еще в 1980—1990 гг., сохраняют общеприкладную значимость. Они показывают, что мутация, по-

добная Rb(8,17)11em, может оказаться далеко не нейтральной в плане влияния на организм и что такого рода хромосомные перестройки в принципе могут индуцировать слабые, не нарушающие нормальной жизнедеятельности изменения. Возможность отбора, «подхватывающего» благоприятные «поведенческие» изменения такого рода, одним из первых стал рассматривать Л. В. Крушинский [Крушинский, Полетаева 1981], демонстрируя примеры, когда поведение действует как фактор микроэволюционных изменений.

СЕЛЕКЦИЯ МЫШЕЙ НА БОЛЬШОЙ И МАЛЫЙ ВЕС МОЗГА

*О. В. Перепелкина, И. Г. Лилья, Н. В. Маркина,
В. А. Голибродо, И. И. Полетаева*

ВВЕДЕНИЕ

Вес мозга — важный морфологический показатель, который используют в сравнительных исследованиях для сопоставления уровня развития ЦНС и поведения у животных близких таксономических групп, он связан, таким образом, с уровнем эволюционного развития вида [Kruska 1975; 2005; Rensch 1956; Rehkämper et al. 1991]¹. Вес мозга находится под влиянием как генетических, так и экологических факторов, между которыми нередко обнаруживается и взаимодействие, а это свидетельствует о сложной природе этого признака [Henderson 1973; Markina et al. 2001]. Значительное снижение веса мозга у лабораторных грызунов было обнаружено после пренатального воздействия различных физических и химических агентов [Rosenzweig, Bennet 1996; Wahlsten et al. 1993].

Одним из положений гипотезы Л. В. Крушинского о физиолого-генетических механизмах рассудочной деятельности было постулирование важности избыточного числа нервных элементов² для осуществления когнитивных функций. Вопрос о возможной роли внутривидовых вариаций в числе нервных элементов переднего мозга млекопитающих в осуществлении сложного поведения, основанного на когнитивной функции, в гипотезе Крушинского не поднимался, однако уже существовали экспериментальные данные о более высокой способности к обучению у мышей, селектированных на большой вес мозга по сравнению с животными, у которых отбор шел на малый вес мозга (см. [Roderick et al. 1973; Fuller 1979]). Учитывая эти данные,

¹ Очевидным образом в таких случаях речь идет об относительном весе мозга (вес мозга/вес тела).

² См. статьи А. Л. Крушинского, Л. В. Крушинского и И. И. Полетаевой в настоящей книге

в лаборатории Л. В. Крушинского начали проводить селекционный эксперимент на большой и малый вес мозга. Этот эксперимент^{3,4} в 1975 г. начала Н. В. Попова. Отбор проводился на крайние значения относительного веса мозга (см. рис. 1) из гетерогенной популяции (гибриды F4), полученной путем реципрокных скрещиваний мышей

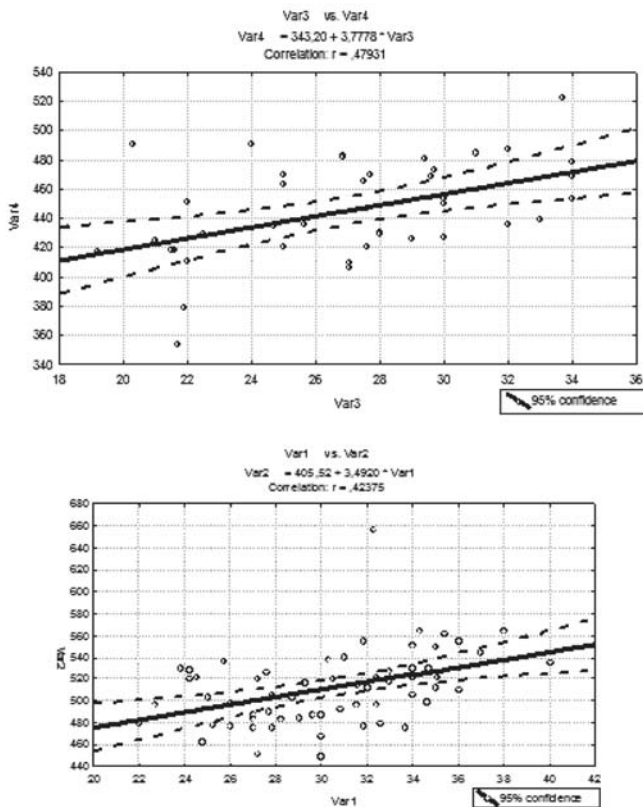


Рис. 1. Пример линии регрессии для линии ММ (слева) и БМ (справа) (стандартный пакет программ Statistica). По оси ординат — вес мозга (мг), по оси абсцисс — вес тела (г)

³ При отборе животных на большой и малый вес мозга в последовательных поколениях неизбежно должна произойти селекция соответственно крупных и мелких животных. Для того чтобы этого избежать, Фуллер и Херман [Fuller, Herman 1974] предложили проводить отбор не на абсолютный, а на относительный вес мозга. С этой целью они использовали линию регрессии, связывающую вес мозга и вес тела в данной популяции мышей. В дальнейшем размножение брали животных, у сибсов которых показатели веса мозга и тела лежали за пределом доверительного интервала этой линии регрессии.

⁴ В нашей работе линии мышей с большим и малым весом мозга обозначаются как БМ и ММ соответственно.

6 инбредных линий — C57/BL6/J, C57BR/J, CBA/Lac-Sto, DBA/2J, BALB/c и A/He (питомник «Столбовая» АМН СССР). [Попова и др. 1976]. Линия регрессии «вес тела—вес мозга» (см. рис. 1) необходима для определения того, будет ли данный помет использован в дальнейшей селекции или будет выбракован [Попова и др. 1997]. В родительских группах инбридинг не поддерживался.

В последующем был начат и успешно проведен второй селекционный эксперимент (Н. В. Попова, Н. Б. Астаурова, Н. В. Маркина и др.) с использованием такой же исходной гибридной популяции. Третий селекционный эксперимент (начат в 1999 г., [Маркина и др. 1999а; 1999б; Перепелкина и др. 2006]) проводили с использованием в качестве исходной популяции F2 гибридов, полученных от линий БМ и ММ второго селекционного эксперимента.

Селекция мышей на разный вес мозга (практически во всех случаях) не только приводила к быстрому (в 3—4 поколениях) расхождению линий по селективируемому признаку, но и сопровождалась появлением различий в поведении [Попова и др. 1976; Markina et al. 2001; Перепелкина и др. 2006; Poletaeva et al. 1993; Roderick et al. 1973; Fuller, Herman 1974; Fuller 1979].

Исследователи, проводившие селекцию мышей на разный вес мозга, отмечают, что этот подход может быть использован для изучения взаимосвязи между морфологическими и физиологическими признаками ([Fuller 1979; Перепелкина и др. 2006; Hewitt et al. 1987; Matsumoto et al. 2008] и др.). Достоверная ассоциация веса мозга с успешностью решения ряда когнитивных тестов была выявлена у крыс с использованием факторного анализа [Andreson 1993]. Ранее у мышей была обнаружена индивидуальная отрицательная корреляция размера гиппокампа с показателями обучения пассивному избеганию [Wimer et al. 1971]. В то же время в гетерогенной популяции мышей-потомков от скрещивания 6 инбредных линий была выявлена высокая индивидуальная изменчивость веса мозга, но значимых индивидуальных корреляций с признаками поведения обнаружено не было [Астаурова, Попова 1989].

Селекция на вес мозга, как было показано в нашем первом селекционном эксперименте, привела к появлению различий в объеме новой, старой коры, но не древней коры, а также в числе клеточных элементов новой коры. У мышей БМ область новой коры была на 22 %, а архикортекса — на 17 % больше, чем у ММ. Были также обнаружены различия в пространственном распределении клеток коры — у БМ участки компактно расположенных клеток чередовались с менее «плотными» участками, тогда как у мышей ММ клетки были распределены более гомогенно [Попова и др. 1983а].

Способность к обучению у мышей, селекционированных на разный вес мозга, оценивали в независимых экспериментах в разных лабораториях. Во всех случаях мыши БМ обучались более эффективно, чем мыши ММ [Попова, Полетаева 1983а; 1983б; 1985; Перепелкина и др. 2006; Маркина и др. 1999б; Elias 1969; Gonsiorek et al. 1974], причем как при пищевом подкреплении [Попова и др. 1981; Маркина и др. 1999б], так и при обучении избеганию удара тока — пассивном [Попова, Полетаева 1985] и активном [Полетаева, Якушин 1985]. У линий мышей BWS (селекционный эксперимент Д. Фуллера) были выявлены также различия в агрессивном поведении [Wahlsten et al. 1993]. В наших экспериментах различия между БМ и ММ линиями обнаруживались в исследовательском поведении, стресс-реактивности и уровнях тревоги [Маркина и др. 1999а].

На рис. 2 представлены показатели веса мозга мышей линий БМ и ММ в трех селекционных экспериментах, которые отражают, в целом, сходный темп отбора на этот признак. Однако между экспериментами 1 и 2, с одной стороны, и экспериментом 3 — с другой, отмечаются некоторые различия. В 3-м эксперименте в линии БМ вес мозга оставался относительно низким вплоть до 5—7 поколений (в пределах 450 мг) и начал увеличиваться с F8, достигая 518 мг к F16 (что оказалось выше этого показателя в экспериментах 1 и 2 — 471 мг и 487 мг соответственно).

Таким образом, различия в показателях веса мозга между линиями БМ и ММ в 1-м и 2-м селекционном экспериментах реализовались за счет преимущественного снижения веса мозга мышей в линии ММ, тогда как вес мозга в линии БМ изменялся слабо. В то же время в 3-м эксперименте вес мозга в линии ММ изменялся с ходом селекции мало, тогда как вес мозга мышей линии БМ рос быстрее. С большой вероятностью причиной иной динамики изменений веса мозга в 3-м эксперименте было то, что в данном случае исходной популяцией служили мыши-гибриды между ММ и БМ из 2-го селекционного эксперимента. Возможным объяснением этого феномена является снижение уровня генетической изменчивости по аллелям генов, влияющих на малый вес мозга.

Данные по нескольким поколениям 3-го селекционного эксперимента представлены на гистограмме (рис. 3). Они показывают значительные ($p \leq 0,042$) LB-SB различия между БМ и ММ по весу мозга начиная с F5. Эти различия становились более значимыми по мере продолжения селекции и к F22 стали высоко значимыми (в среднем вес мозга различался на 16 %).

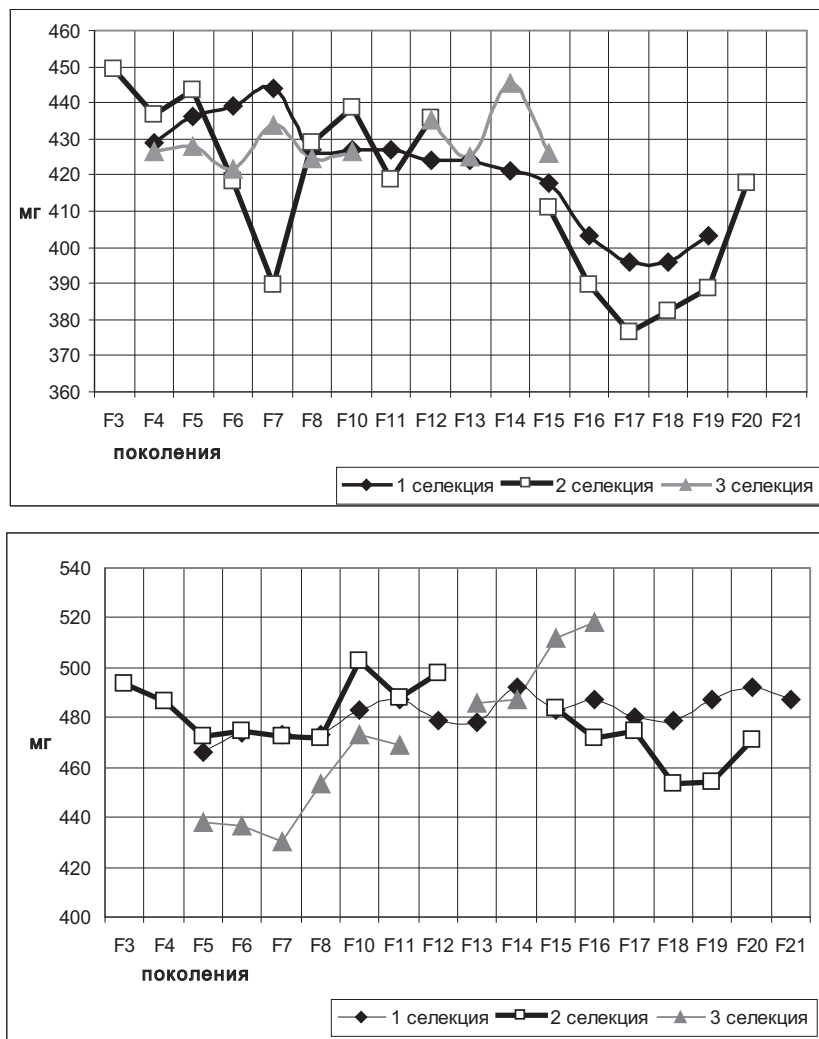
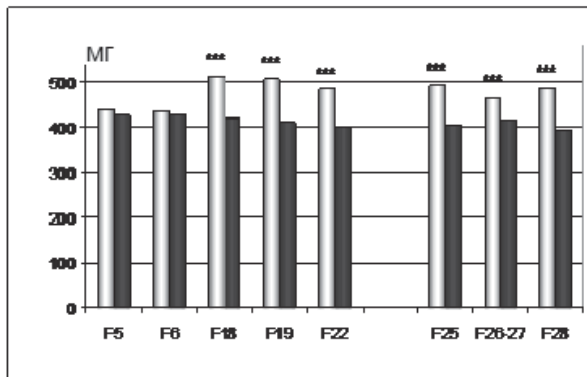


Рис. 2. Динамика изменений веса мозга у мышей линий ММ (вверху) и БМ (внизу) в трех селекционных экспериментах. Разрыв кривых означает, что данные по этому поколению отсутствуют

В настоящей статье представлены данные о сохранении различий по относительному весу мозга между двумя линиями, полученными в результате отбора по данному признаку, после прекращения селекции и последующего случайного скрещивания мышей полученных линий в течение 6 поколений, а также о сохранении у этих

животных межлинейных различий как в решении задачи, требующей когнитивных способностей, так и в реакции животных на введение этанола.

А



Б

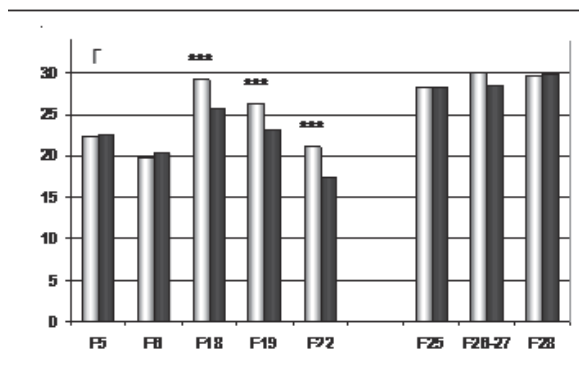


Рис. 3. Динамика изменения веса мозга (А) и веса тела (Б) в ходе селекции на относительный вес мозга (3-й селекционный эксперимент) и после прекращения селекции. Черные столбики — линия БМ, серые — линия ММ. Поколения с 25 по 28 — рандомбредное разведение линий (без поддерживающего отбора). Обращает на себя внимание отсутствие в этих поколениях значимых различий по весу тела

В F25–28 вес мозга у мышей БМ и ММ различался с высокой достоверностью. Было обнаружено небольшое снижение веса мозга (но не массы тела) у мышей БМ по сравнению с предыдущими поколениями отбора. Эта тенденция могла быть следствием большего числа детенышей в пометах у мышей этой линии (данные не пред-

ставлены), т. к. размер помета не уменьшали, как это было в период селекции. Вполне возможно, что питание мышат в больших по размеру пометах в период их выкармливания молоком было недостаточным.

В предыдущем исследовании [Салимов и др. 2003a] у мышей линий БМ и ММ были выявлены межлинейные различия в поведении после воздействия этанола. Было также показано, что эти различия, верифицированные при использовании данных по гибридам F2 между БМ и ММ, по крайней мере частично зависят от генотипа.

После прекращения селекции (т. е. с F23) родителей для каждого последующего поколения (4 самца и 6 самок) выбирали случайным способом и помещали в большие клетки (34 × 29 × 17 см), размер помета в этом случае не изменяли. В F23—25 поколениях вес мозга не определяли. В 25—28 поколениях вес мозга определяли (см. рис. 3), но пары для последующего скрещивания формировали случайным образом.

У самцов БМ и ММ оценивали решение когнитивного теста «подкоп»⁵, а также изменения исследовательской реакции и уровня тревожности мышей после введения 12 % раствора этанола (в. б., доза 2,4 мг/кг, контроль — введение равного объема физиологического раствора — далее ФР). Все эксперименты проводились в одно и то же время суток — с 11:00 до 15:00 — и соответствовали правилам биоэтики ЕС 2010 Declaration с одобрением протоколов Комиссией по этике МГУ им. М. В. Ломоносова.

Решение когнитивного теста «подкоп» оценивали у 15 самцов мышей линии БМ и 14 самцов ММ (F28).

Результаты первых двух предъявлений теста «подкоп»⁶ (рис. 4) свидетельствуют о более медленном решении его мышами ММ, что, видимо, связано с их более сильно выраженной тревожностью, которая обнаруживалась в виде частых «замираний». В тех предъявлениях теста, в которых требовалось решить задачу — найти ход (лаз) в безопасное отделение камеры, который был либо замаскирован стружкой, либо закрыт «пробкой», мыши ММ также решали задачу медленнее. Поскольку данный тест имеет в своей структуре четкий

⁵ Описание этого теста, а также тестов приподнятого и закрытого лабиринтов см. в статье Перепелкиной и др. в настоящей книге

⁶ В данной серии опытов использовали модификацию теста, в которой открытый лаз в темное отделение камеры предъявляли 2 раза, после чего 3 раза лаз был закрыт стружкой вровень с полом, 2 раза лаз был закрыт пробкой, которую мышь могла вынуть зубами, а в последний раз стружкой была закрыта вся стенка, в основании которой был лаз.

«когнитивный» компонент — животное должно понимать, что невидимый лаз в безопасный отсек продолжает существовать (свойство «неисчезаемости», object permanence) — можно полагать, что данная способность более четко выражена у мышей БМ.

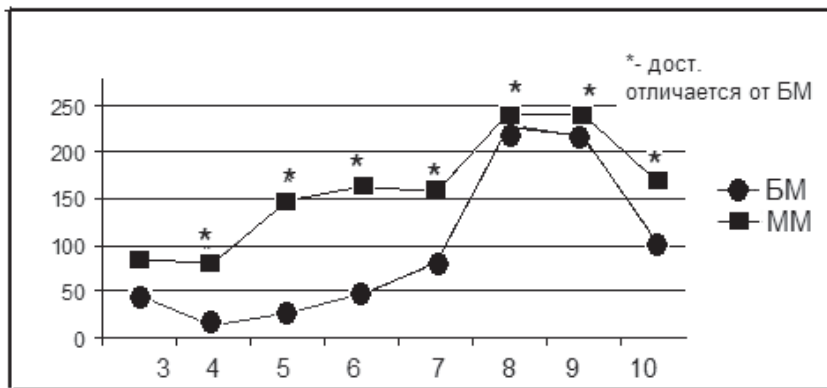


Рис. 4. Время решения когнитивного теста «подкоп» мышами БМ и ММ 28 поколения (после прекращения селекции).

* — достоверно отличается от показателей БМ (LSD post hoc test)

Реакция на введение этанола. В экспериментальной группе (введение этанола с тестированием через 20 мин) было использовано 9 мышей БМ и 12 — ММ, в контрольных группах их было 8 и 9 соответственно. Поведение животных оценивали в тестах приподнятого и закрытого крестообразных лабиринтов.

Уровни активности мышей в тесте приподнятого крестообразного лабиринта (ПКЛ) животных всех групп представлены в таблице 1. У контрольных мышей БМ было значительно больше «стоек» (показатель исследовательской активности) в закрытых отсеках. Показатели этого теста у мышей ММ свидетельствуют о более высоком уровне тревожности этих животных. Однако различия эти, вероятно из-за малых размеров выборки, оказались статистически незначимыми. Мыши ММ, получившие этанол, проводили значительно больше времени в открытых рукавах лабиринта по сравнению с контролем, тогда как у БМ мышей такой реакции на этанол не выявлено.

Сходные различия были обнаружены по таким показателям общей двигательной активности мышей как «выходы в открытые рукава» и чередующиеся переходы животного из одного закрытого рукава в другой. Таким образом, эффекты этанола были более заметны у

Таблица 1

**Поведение БМ и ММ (F28) в тесте ПКЛ после введения этанола
или физраствора**

Показатели поведения	БМ-этанол	БМ-контроль	ММ-этанол	ММ-контроль
Время в открытых рукавах, сек.	25,6 ± 7,7	10,0 ± 6,5	23,5 ± 5,1**	2,3 ± 0,9
Число выходов в открытые рукава	2,6 ± 0,7	1,1 ± 0,7	2,3 ± 0,5**	0,2 ± 0,1
Переходы из одного в др. закрытые рукава	1,6 ± 0,6	0,6 ± 0,3	1,0 ± 0,3*	0
Число выглядываний из закрытых рукавов	5,8 ± 0,8	4,4 ± 0,9*	6,1 ± 0,5***	1,4 ± 0,4
Число свешиваний в открытых рукавах	3,8 ± 1,2&&	0,9 ± 0,5	2,3 ± 0,7**	0
Число эпизодов груминга	3,0 ± 0,9	5,4 ± 1,1	1,6 ± 0,4***	4,8 ± 0,7
Число вставаний в закрытых рукавах	4,8 ± 0,8	6,1 ± 1,3##	2,1 ± 0,8	1,5 ± 0,8

#, ## — значимые различия ($p \leq 0,05$, $0,01$) между контрольными группами БМ и ММ;

*, **, *** — $p \leq 0,05$, $0,01$, и $0,001$ — между двумя группами ММ; && — $p \leq 0,01$ — между двумя группами БМ

мышей ММ. В этом тесте инъекции этанола значимо изменили 6 из 7 показателей поведения у мышей ММ, тогда как у БМ изменения наблюдали только по числу «свешиваний» в открытых рукавах лабиринта (см. табл. 1). Введение этанола, следовательно, снизило уровень тревожности животных (судя по большему времени, проведенному в открытых рукавах, а также по числу выходов в это открытое пространство). Число эпизодов груминга значительно снизилось, а число «выглядываний» из закрытых рукавов (показатели «конфликтного» поведения) — увеличилось у мышей ММ, тогда как таких изменений у БМ отмечено не было.

Можно заключить, что инъекции этанола индуцировали более выраженные различия в уровнях тревожности и исследовательской активности между БМ и ММ, в которых показатели ММ изменились значительно сильнее. Это совпадает с результатами предыдущего селекционного эксперимента [Маркина и др. 1999a].

В тесте закрытого крестообразного лабиринта (ЗКЛ) также были выявлены межлинейные различия, как у контрольных животных, так и после введения этанола. По двум факторам (линия животных и воздействие этанола) двухфакторный ANOVA выявил значительное влияние либо одного фактора или их обоих. В таблице 2 представлены данные *post hoc* Fisher LSD теста этих данных. Среднее число «циклов патрулирования» (т. е. посещений всех 4 рукавов лабиринта) не было высоким во всех тестируемых группах животных, и ни одна мышь не совершила максимально возможное число циклов, равное 3. Таким образом, этанол не индуцировал существенных изменений в исследовательском поведении животных, индексом которого является именно число циклов патрулирования. Введение этанола незначительно снизило среднее число циклов патрулирования в обеих исследованных группах мышей.

Оба фактора (линия и воздействие) повлияли на латентный период первого входа в отсек (линия — $F_{1-37} = 16,71368$, $p = 0,000251$, введение этанола — $F_{1-37} = 12,89007$, $p = 0,001029$), а также на их взаимодействие ($F_{1-37} = 9,12097$, $p = 0,00477$). После этанола это время было короче у БМ, тогда как у ММ оно было короче по абсолютной величине, а после этанола (в сопоставлении с ФР) — еще короче. Короткий латентный период начала исследования новой среды указывает на низкий уровень тревожности (который способствует более быстрому началу исследования лабиринта). Это совпадает с данными результатов тестирования в ПКЛ, где у мышей ММ уровень тревожности после этанола был ниже. Оба фактора (линия и этанол) влияли на время, проведенное в первом посещенном отсеке (линия $F_{1-37} = 30,99556$, $p = 0,000003$, воздействие — $F_{1-37} = 6,97277$, $p = 0,012409$ и их взаимодействие — $F_{1-37} = 7,52515$, $p = 0,009639$). Время, проведенное в дальнейшем в том рукаве, куда животное вошло первый раз, не отличалось между обеими группами БМ, но было значительно больше у мышей ММ, которым вводили этанол (в сравнении с группой ФР). Укорочение этого временного интервала указывает на повышенную тенденцию к исследованию окружающей обстановки и/или повышенную двигательную активность. Аналогичную картину наблюдаемых различий регистрировали по показателям второго цикла обходов (данные не представлены). Стратегия исследования лабиринта у мышей БМ оказалась более разнообразной, чем у ММ (линия $F_{1-37} = 6,24353$, $p = 0,017460$), с незначительными различиями между опытными и контрольными группами.

Мыши ММ проводили значительно больше времени, выполняя стереотипные посещения отсеков, на что указывает влияние фак-

тора линии ($F_{1-37} = 5,2817$, $p = 0,027828$), и число таких посещений было выше у ММ (табл. 2). Тенденция к стереотипии была ниже в группе ММ после введения этанола (по сравнению с животными, получавшими ФР), но различия (хотя и незначительные) были противоположны тому, что наблюдалось у БМ. Поскольку тенденция выполнения стереотипных посещений отсеков лабиринта (и длительное нахождение в посещаемых отсеках) противоположна тенденции исследования лабиринта, то можно заключить, что контрольные мыши БМ были менее склонны к стереотипии, чем ММ. Это подтверждает данные наших предыдущих исследований [Маркина и др. 1999a]. Ранее, на мышах БМ и ММ, полученных во втором селекционном эксперименте, мы показали, что мыши ММ были более склонны к стереотипным посещениям рукавов лабиринта [Салимов и др. 2003]. В данном исследовании этот признак изменился противоположным образом у опытных и контрольных мышей БМ и ММ. Более высокая склонность к стереотипии у мышей БМ после этанола подтверждает предположение о том, что их исследовательская активность после этанола снижается. Уровень дефекации (как показатель тревожности) был значительно ниже в группе БМ, получавшей этанол.

Реакция на этанол у БМ и ММ была разной. Возможно, что некоторые из этих различий могут определяться изначальными межлинейными различиями. Время, которое животное проводит в центре лабиринта перед первым входом в отсек (латентный период), было короче у обеих групп БМ по сравнению с ММ. Это означает, что существуют межлинейные различия в уровне исследовательской активности и/или в уровнях тревожности. Получившие этанол мыши БМ проводили меньше времени в отсеках, что, вероятно, обусловлено их повышенной двигательной активностью (и/или низким уровнем исследовательской активности). У мышей БМ после этанола была сильнее выражена стереотипия в посещении отсеков (возможно из-за повышенной двигательной активности). В то же время различия между двумя группами ММ были противоположными. Латентные периоды посещений отсеков во время второго цикла патрулирования у обеих групп, получавших этанол, были намного короче по сравнению с этим же показателем у мышей, получавших ФР. Это свидетельствует в пользу предположения о том, что в обеих линиях этанол делает мышей менее боязливыми перед входом в отсеки лабиринта. Несмотря на небольшой размах различий между контрольной и опытной группами мышей БМ, эти различия свидетельствуют об активации двигательной активности после этанола.

Таблица 3

**Поведение мышей БМ и ММ (F28) в тесте ЗКЛ после введения этанола
и физиологического раствора**

Показатели поведения	БМ этанол	БМ контроль	ММ этанол	ММ контроль
Латентный период до первого посещения отсека	1,2778	2,6375	3,8250	9,589***&&&
Время, проведенное в отсеке при первом посещении	9,7 ± 6,3	9,05 ± 6,7	27,3 ± 5,5&&&	60,8 ± 6,3****
Латентный период при выборе отсека (2-й цикл патрулирования)	3,25 ± 1,6	7,0 ± 1,7	0,5 ± 1,3	5,1 ± 1,6*
Время, проведенное в отсеке (2-й цикл патрулирования)	8,7 ± 3,6	18,1 ± 3,8	2,8 ± 3,1&	9,5 ± 3,6**
Продолжительность стереотипных посещений отсеков	16,9 ± 3,4	10,9 ± 3,6	19,6 ± 2,9	23,5 ± 3,4 [#]
Число посещаемых отсеков	2,3 ± 0,6	3,0 ± 0,6	1,3 ± 0,5&	1,1 ± 0,6 [#]
Число дефекаций	0,55 ± 0,3 [@]	1,5 ± 0,3	1,1 ± 0,3	0,9 ± 0,3

*, ** — достоверные различия между двумя группами ММ, $p < 0,05$, $p < 0,01$ соотв.;

@ — достоверные различия между двумя группами БМ при $p < 0,05$;

#, ### — достоверные различия между экспериментальными группами БМ и ММ при $p < 0,05$, $p < 0,001$;

&, &&& — достоверные различия между контрольными группами БМ и ММ при $p < 0,05$, $p < 0,001$

Данные, полученные при тестировании мышей БМ и ММ после прекращения направленной селекции на вес мозга, показывают, что в течение 5 поколений после ее прекращения межлинейные различия в весе мозга сохранились. Были обнаружены и межлинейные различия в уровне тревожности и исследовательской активности, более четко выраженные при оценке реакции на введение этанола. По данным тестов ПКЛ и ЗКЛ, влияние этанола было более четко выражено у мышей ММ. В целом мыши ММ, получившие инъекцию этанола, раньше, чем контрольные, начинали обследование лабиринта, двигались быстрее и обнаруживали более низкий уровень тревожности.

У мышей БМ эффекты этанола были выражены слабее, а показатели в целом были выше в контроле.

Различия в весе мозга в линиях мышей, полученных в селекционных экспериментах, были ассоциированы с различиями в обучаемости [Перепелкина и др. 2006; Fuller, Herman 1974; Roderick et al. 1976; Fuller 1979; Poletaeva et al. 1993; Matsumoto et al. 2008]. Линии различались также по тревожности и стресс-реактивности [Poletaeva et al. 1993; Маркина и др. 1999a; 1999b; Gonsiorek et al. 1974; Williams]. Поскольку такого рода корреляции могут быть связаны с так называемыми скоррелированными эффектами селекции, т. е. со случайной фиксацией аллелей при небольших выборках, одним из доказательств существования истинной причинной связи между признаками в таких случаях служит выявление такой же корреляции при повторной селекции. В нашем втором селекционном эксперименте, как и в первом, были обнаружены различия между БМ и ММ в тестах, оценивающих обучаемость, а также тревожность и стресс реактивность [Маркина и др. 1999бa; 1999б]. Последние признаки обнаруживали ассоциацию с весом мозга и в других работах [Matsumoto et al. 2008]. Были обнаружены различия между БМ и ММ в реакциях на этанол [Салимов и др. 2003] — среднее время обследования ЗКЛ у мышей ММ после этанола были выше, чем в контроле, тогда как у БМ различия имели противоположный знак. После введения этанола мыши ММ были менее «решительны», чем контрольные, тогда как у БМ различий не было.

Вес мозга — стандартная характеристика инбредной линии, консервативный признак, сохраняющийся у линий, поддерживающихся в разных лабораториях [Wahlsten et al. 2006].

В настоящее время использование метода QTL (quantitative trait loci, метод локусов количественных признаков) позволяет оценивать влияние отдельных участков хромосом на общий вес мозга, а также на число клеточных элементов в отдельных его структурах (см. [Williams et al. 1998]). Оказалось возможным выявить изменчивость некоторых отделов мозга, а также обнаружить разный уровень корреляций между ними [Williams]. Продемонстрированное в этих исследованиях существование аллелей, влияющих на популяционные различия в весе мозга, нашло подтверждение и в данных, изложенных в настоящей статье, показавших консервативность различий между БМ и ММ линиями без поддерживающего отбора. Генетически детерминированный признак — вес мозга — реагирует на искусственный отбор, который проходит в процессе domestikации — одомашненные формы животных разных видов имеют меньший вес мозга [Kruska 1975; 1987; 2005]. Речь

идет о сельскохозяйственных животных, которые в целом отбирались на высокую фертильность и физические параметры (но и на меньший уровень вызванной страхом агрессии). В то же время отбор на высокую способность к навигации у почтовых голубей [Rehkämper et al. 2008] не вызвал изменений веса мозга. Не вызвал «обратных» по знаку изменений и эксперимент по «ферализации» одомашненных форм животных [Röhrs, Ebinger, 1999]. По нашим данным, мыши, селектированные на разный вес мозга, различаются по уровню тревожности, но ММ линия обнаруживает более высокую тревожность. Очевидно, что внутривидовые корреляции между поведением и весом мозга не могут быть одинаковыми у животных разных видов, поскольку различия в поведении очень разнообразны и многочисленны, хотя все они характеризуются снижением тревожности у одомашненных животных [Augustsson et al. 2005]. Более того, сопоставление способности к решению теста «водный лабиринт Морриса» дикими и domesticiрованными формами *Cavia* (морские свинки) не обнаружило различий между ними по этой способности (L. Lewejohan, личное сообщение).

В целом полученные в наших экспериментах данные, а также данные литературы свидетельствуют о правильности предположения Л. В. Крушинского, которое он сделал в начале 1970-х гг. Он полагал, отметим это еще раз, что большее число (или, как он писал, их «избыточное» число) нервных элементов относится к числу важных предпосылок для развития у животных способности к решению элементарных логических задач. Наши эксперименты с линиями мышей БМ и ММ подтверждают этот постулат, поскольку у мышей БМ мы систематически обнаруживаем и более высокую способность к обучению, и более высокую способность к решению когнитивных тестов. В настоящем исследовании это подтверждают данные по тесту «подкоп», который, как и способность к экстраполяции, относится к категории тестов, оценивающих когнитивные способности.

Отметим также, что в литературе довольно мало примеров исследований, в которых производилось бы сравнение двух форм животных одного вида, различающихся по весу мозга. Такие работы проводятся преимущественно на разных видах грызунов [Fonio et al. 2006; Lewejohann et al. 2010; Stuermer, Wetzel 2006]. Они неизбежным образом дают сложные для интерпретации результаты, поскольку на анализируемые поведенческие признаки, помимо веса мозга, влияет множество и других факторов.

Следует, однако, напомнить об очень интересных фактах, полученных М. Н. Сотской и Л. М. Кузнецовой в лаборатории Л. В. Крушинского. В этих экспериментах проводилось сопоставление спо-

способности к экстраполяции у диких и доместифицированных лисиц (М. Н. Сотская), а также диких крыс-пасюков и крыс лабораторных линий (см. [Крушинский и др. 1975; Poletaeva et al. 1993]). Оказалось, что дикие животные, хотя они были приручены или выросли в лаборатории, обнаружили более высокую способность к решению этого теста по сравнению с их одомашненными формами, что было особенно четко выражено в данных по первому предъявлению этого теста (когда у животного не было аналогичного предшествующего опыта).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На величину веса мозга мышей разных линий влияют такие факторы, как пол, вес тела, возраст, а также методические особенности метода гистологической обработки материала (см. [Williams]). Очевидно также, что связанный с весом мозга генетический полиморфизм в популяциях определяется не редкими мутациями, а разной частотой встречаемости соответствующих аллелей. В то же время считается общепризнанным, что увеличение веса мозга — это тренд, характерный для прогрессивной эволюции, доказательства чему, как мы можем утверждать, существуют и на внутривидовом уровне [Gonsiorek et al. 1974; Poletaeva et al. 1993]. Исследование веса мозга мыши методом QTL показало, что локусы, предположительно связанные с весом мозга, располагаются на хромосомах 15, 16 и 19. При этом было показано, что этот набор только незначительно перекрывается группой генов, предположительно влияющих на объем гиппокампа [Peirce et al. 2003]. Эти данные могут свидетельствовать о высокой сложности генетического определения веса мозга.

Как известно, подверженность организма эффектам алкоголя находится под влиянием средовых и генетических факторов, и эти феномены интенсивно исследуются с использованием лабораторных моделей на грызунах. В настоящее время есть данные о QTL локусах и генах-кандидатах, которые определяют реакцию на этанол (например, [Ziebarth et al. 2012]), и это показывает, что различия в реакции на этанол между линиями мышей с достоверными различиями по этому нейроморфологическому признаку вполне ожидаемы. Важным фактом, полученным в настоящей работе, является обнаружение этих различий после прекращения селекции на вес мозга. Следует также отметить, что различия в столь важном адаптивном морфологическом признаке, как вес мозга, сохранились, а поскольку реакция на этанол у

мышей ММ была выражена сильнее, можно предположить, что генетически детерминированное отклонение в размере мозга в сторону его меньших значений не адаптивно.

В целом можно заключить, что современное нейрогенетическое направление исследований — поиск генетических корреляций между морфологией мозга (в размерах и/или организации мозга в целом или его отдельных структур) — очень перспективно для понимания механизмов когнитивных способностей животных. На это Л. В. Крушинский обратил внимание одним из первых.

Работа поддержана РФФИ, гранты №№ 01-04-48289, 04-04-48445, 07-04-01287, 10-04-891, 13-04-00747.

ПЕРВЫЙ ОПЫТ СЕЛЕКЦИИ МЫШЕЙ НА ВЫСОКУЮ СПОСОБНОСТЬ К ЭКСТРАПОЛЯЦИИ

*О. В. Перепелкина, И. Г. Лильн, Н. В. Маркина,
В. А. Голибродо, И. И. Полетаева*

ВВЕДЕНИЕ

Когда в 1960—1980-е гг. Леонид Викторович Крушинский выступал со своими статьями и докладами о рассудочной деятельности животных, лишь немногие разделяли его точку зрения. Единомышленники Л. В. Крушинского в большинстве своем были не специалистами, занимавшимися проблемами собственно физиологии высшей нервной деятельности, а биологами более широкого профиля — физиологами, которые активно работали в области функциональной анатомии головного мозга (О. С. Адрианов), нейроморфологии (Г. И. Поляков, Е. Г. Школьник-Яррос), нейробиологи (Т. М. Турпачев, Э. Тобак), генетики (Б. Л. Астауров, Д. К. Беляев, Л. И. Корочкин и другие). Специалисты, посвятившие свои исследования механизмам формирования временной связи, были более «ригидны» в восприятии идей Л. В. Крушинского. Наши коллеги старшего поколения помнят корректные, но горячие споры, которые проходили на кафедре ВНД между Л. Г. Ворониным и Л. В. Крушинским. Эти дискуссии начались с самого первого доклада Л. В. Крушинского на кафедре ВНД в 1956 г. и продолжались многие годы. Другой группой оппонентов Л. В. Крушинского были зоологи, считавшие выявленные им проявления элементарной рассудочной деятельности животных работой наследственной программы — врожденными адаптациями. Однако для многих оппонентов этого «лагеря» оказались убедительными результаты, суммированные Л. В. Крушинским в специальном докладе, который он сделал в ББА биофака МГУ незадолго до своей кончины.

«КОГНИТИВНАЯ НЕЙРОБИОЛОГИЯ»

Со времени кончины Л. В. Крушинского прошло около 30 лет. За это время в нейробиологии в целом и в нейробиологии поведения в

частности появились новые открытия и факты, был сформулирован целый ряд новых представлений о поведении животных. Эти новые обобщающие идеи в целом подтверждают правоту представлений Л. В. Крушинского. Еще при его жизни появились работы Д. Олтона о способности крыс не только обучаться находить пищу в 8-лучевом лабиринте, но и делать это наиболее эффективным способом, т. е. обучаться не заходить в уже посещенные ими рукава, где пищи нет. Такая методика позволяла оценивать способность животных к формированию *пространственных представлений* (и оценивать соотношение разных категорий памяти, которые могут быть «задействованы» у животных разного генотипа, с разными типами разрушения мозга и/или под влиянием разных химических агентов). Несколько позже остроумный и оказавшийся очень полезным метод оценки формирования пространственных представлений у мышей и крыс предложил Д. Моррис [Morris 1981]. Эта методика («водный лабиринт Морриса») стала исключительно популярной (минимум 4000 ссылок в базе данных PubMed), т.к. тестирование в водном лабиринте позволяет достаточно быстро и надежно сравнивать пространственное поведение животных при разных воздействиях на мозг, а также у животных разного генотипа ([Tonegawa et al. 1996; Lipp, Wolfer 1998; Keverne 1997; de Bruin 2006] и др.)⁷. Обучение лабораторных грызунов в радиальном и водном лабиринтах — это процесс формирования *пространственных представлений*. Такие представления животное может использовать в дальнейшем, т. е. оно способно оперировать пространственной памятью. Пространственная память, в свою очередь, может быть оперативной, т. е. используемой в данный момент, или рабочей, т. е. составлять «знание», которое необходимо, чтобы решить данную задачу. Очевидно, что такое представление не укладывается в рамки концепции «стимул—реакция», лежащей в основе гипотезы о формировании условного рефлекса. Исследования пространственной памяти животных уже с самого начала заставили вспомнить об идеях Э. Толмена, работы которого опередили время (см. Предисловие). Представления, сходные с идеями Толмена, в 40—60-е гг. XX века развивали И. С. Бериташвили [1968] и его последователи (см. [Натишвили 1987]), но в целом, до начала 80-х гг., подобные исследования оставались немногочисленными.

В период 1960—1970-х гг. мало кто из исследователей высказывал представления о наличии у животных иных способностей, не-

⁷ Опыт использования тестов радиального и водного лабиринта в практике фармакологических исследований последних 20 лет свидетельствует о высокой практической важности этих, казалось бы, исходно только фундаментальных исследований, связанных с изучением поведения животных (прим. сост.)

жели способность к формированию классических и инструментальных условных рефлексов. Такие взгляды были редкими событиями в нейробиологии поведения. Помимо Л. В. Крушинского и И. С. Бериташвили следует упомянуть о работах и теоретических воззрениях выдающегося отечественного исследователя Н. Н. Ладыгиной-Котс, а также о работах О. Келера [Koehler 1956]. Но уже в 80-е гг., с накоплением большого фактического материала о закономерностях и механизмах формирования пространственной памяти, такие взгляды получили большое распространение. Это послужило эмпирической основой развития «когнитивной нейробиологии» (animal cognition, animal intelligence [Reznikova 2007] и др.), которая объединяет в одну категорию практически все проявления пластичности в поведении и в ЦНС (например, долговременную потенциацию, LTP). Когнитивная нейробиология включает в себя феномены обучения, формирования пространственных представлений (занимающих в ней важное место), но также и процессы внимания, сенситизации и привыкания. К категории «когнитивных феноменов» относятся и проявления способности животных к элементарной рассудочной деятельности, исследованию которых посвятил много лет своей работы Л. В. Крушинский. Когнитивная нейробиология — один из наиболее динамично развивающихся разделов современного естествознания, объединяющий усилия нейрофизиологов, психологов, лингвистов и нейрогенетиков.

Было убедительно показано, что способность к формированию пространственных представлений зависит от функционирования гиппокампа ([Morris et al. 1982; Buzsaki et al. 1990; Goh, Manahan-Vaughan 2012] и др.), что даже породило специальный термин «гиппокамп-зависимое» и «гиппокамп-независимое» обучение [Gallagher, Holland 1992; Jarrard 1993; Schmajuk, Blair 1993; Barry, Commins 2009; Ramos 2009]. Продемонстрирована также роль генотипа в определении этих способностей (напр., [Tonegawa et al. 1996; Keverne 1997; Lipp, Wolfér 1998; Aguilar et al. 2002; Bruin et al. 2006; Van Dam et al. 2006; Patil et al. 2009] и др.). Исследуют молекулярно-генетические механизмы реализации способностей мышей и крыс к формированию пространственных представлений (напр., [Kuteeva et al. 2005; Paratore et al. 2006] и др.) и возможность модуляции этих способностей путем фармакологического вмешательства ([Bruin et al. 2006; Altinbilek et al. 1993; Kawasaki et al. 1996; Harte, Kanarek 2004; Aleisa et al. 2006; Lu et al. 2012; Akirav et al. 2004] и др.). Отметим, однако, что в большинстве таких аналитических исследований было обнаружено ослабление проявлений пространственной памяти [Cox et al. 2009; Matzel et al. 2008;

Tonegawa et al. 1996; Nguyen et al. 2005] и значительно реже — их усиление [Yukawa et al. 2006; Harada Net al. 2011; Jeon et al. 2003].

В то же время мнение некоторых авторов о содержании понятия «cognition» в целом достаточно близко к тому, как это представлял себе Л. В. Крушинский, и которым руководствуемся мы в наших рассуждениях [Pickens, Holland 2004]. Согласно мнению этих авторов, одна из трактовок понятия cognition (как феномена, основанного на обработке эмпирической информации) — это механизмы, посредством которых животные информацию усваивают, обрабатывают, хранят и далее действуют на ее основе. При этом, по их мнению, оказывается важным перейти от трактовки поведения животного исключительно в рамках схемы «стимул—реакция» к оценке его с точки зрения формирования у него внутренних представлений. Пикенс и Холланд [Ibid.] отмечают, что такой подход предполагает исследование процесса формирования *представлений о событиях, предметах и их взаимоотношениях между собой во внешнем мире*⁸.

ТЕСТИРОВАНИЕ СПОСОБНОСТИ К ЭКСТРАПОЛЯЦИИ

В то же время тесты, предложенные Л. В. Крушинским для оценки элементарной рассудочной деятельности, хотя, несомненно, и включали в себя «пространственный» компонент, но, в целом, были адресованы способности оперирования закономерностями, которые связывают предметы и явления окружающего мира. Л. В. Крушинский определил это понятие как *«способность (животного) улавливать эмпирические законы, связывающие предметы и явления внешнего мира, и оперировать этими законами в новой ситуации для построения программы адаптивного поведенческого акта»* [Крушинский 1977б; 1986/2009]. При этом имеются в виду случаи, когда животное решает подобную задачу в ситуации, для выхода из которых у него нет готовой программы действий, которая была бы сформирована либо в результате предшествовавшего обучения (например, методом проб и ошибок), либо была бы врожденной (инстинкт). Наиболее простой по своей логической структуре тест, разработанный Л. В. Крушинским, — это задача на экстраполяцию направления движения стимула (почти всегда пищевого), скрывшегося из поля зрения животного за непрозрачной преградой. Задача на экстраполяцию отвечает критериям элементарной логической задачи (по Крушинскому), т. е. такой задачи, в основе ко-

⁸ Курсив наш.

торой лежит определенная закономерность. Решить такую задачу правильно животное может уже при первом ее предъявлении, не прибегая к повторным «пробам» (нередко «слепым»), при выполнении которых возможны и «ошибки» [Зорина, Полетаева 2002]. Очевидно, что правильное решение подобной задачи при ее первом предъявлении может быть и случайным (при альтернативном выборе его вероятность равна 50 %). Это обстоятельство заставляет оценивать способность к элементарной рассудочной деятельности только при достаточно большом числе животных в экспериментальной группе, в особенности у видов, обнаруживающих невысокий уровень этой способности.

В математике под экстраполяцией понимают вынесение функции за пределы отрезка, на котором она известна. В тесте на экстраполяцию животное на основе информации о направлении движения корма в поле его зрения может сделать правильный (или неправильный) вывод о том, как (точнее, куда) будет передвигаться корм на скрытом от его восприятия участке траектории.

Чтобы решить задачу на экстраполяцию, животное должно оперировать законами «неисчезаемости» и законами движения, т. е. оно должно *мысленно представить себе* траекторию движения корма после исчезновения из поля зрения и на основе этого представления определить, с какой стороны надо обойти преграду, чтобы его получить. Именно представление об элементарной рассудочной деятельности как о способности улавливать законы, связывающие феномены окружающего мира, и оперировать ими и есть то принципиально новое, что внес Л. В. Крушинский в представления об интеллекте животных. Этот подход и по сей день остается оригинальным и, в определенной степени, уникальным.

Изучать способность животных к экстраполяции можно с помощью разных тестов, однако наибольшее распространение получил «опыт с ширмой» [Крушинский 1977б; 1986/2009]. Перед животным находится непрозрачная преграда с вертикальной щелью в центре (или небольшим отверстием на уровне пола — в опытах с мышами), что позволяет видеть кормушки. В одну из кормушек помещают приманку (пищу), другая остается пустой и двигается в противоположную сторону, чтобы животное не искало корм по звуку. В экспериментах с грызунами вторая кормушка также содержит корм, что необходимо для уравнивания источников запаха корма, однако корм животному не виден. Как только голодное животное приступает к поеданию корма (а грызуны — начинают пить молоко), кормушки раздвигаются (вправо и влево) и останавливаются за ширмой, вне поля его зрения. Теперь, чтобы получить корм, животное должно пройти вдоль шир-

мы и обогнуть ее с той стороны, в направлении которой он скрылся (рис. 1А). Очевидно, что на предварительном этапе необходимо приучить животное к обстановке опыта, иногда это требует определенного периода времени. Оказалось, что важным методическим моментом проведения такого эксперимента при работе с мышами является минимальное вмешательство экспериментатора в ход опыта во избежание излишнего стрессирования животного. Для этого в интервале между предъявлениями теста на экстраполяцию экспериментатору не следует брать животное в руки и вынимать его из камеры. В связи с этим тестирование способности к экстраполяции у мышей проводят в специальной камере, устройство которой представлено схематически на рис. 1Б. В этом случае «оборотная сторона ширмы» обращена к экспериментатору, а мышь помещается в камеру, где и остается в течение всех предъявлений теста.

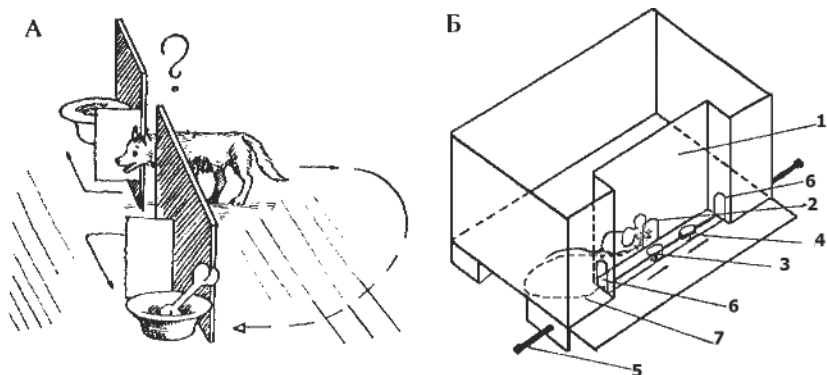


Рис. 1. А — экспериментальная установка (ширма) для предъявления теста на экстраполяцию млекопитающим (собакам, кошкам и др.), а также птицам. Б — экспериментальная установка для предъявления теста на экстраполяцию мышам. 1 — непрозрачная перегородка, 2 — центральное отверстие, 3 — поилка с молоком, 4 — контрольная, невидимая мыши поилка, 5 — стержень для раздвижения кормушек, 6 — боковое отверстие, 7 — боковой отсек камеры, куда мышь переходит в поисках исчезнувшей из поля зрения поилки

Успешность решения теста на экстраполяцию у группы животных оценивают по долям правильных решений теста от их общего количества при первом предъявлении и за все предъявления. Достоверность различий между альтернативными долями (у двух групп животных) или же отличие такой доли от 50 % случайного уровня оценивают по методу ф. В некоторых исследованиях важно также определить число (и долю) отказов от решения теста.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИССЛЕДОВАНИЮ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ЖИВОТНЫХ

Вспомним, что уже с самого начала существования генетики как оформленного научного направления делались попытки исследовать роль генотипа в способности животных к обучению. Селекционные эксперименты, проведенные в 20-е гг. XX века (М. П. Садовникова-Кольцова, Р. Трайон и др.), продемонстрировали существование генетического компонента изменчивости в усвоении навыка поиска пищи в лабиринте у грызунов (обзоры: [Зорина и др. 1999]).

В настоящее время генетический компонент способности млекопитающих (и лабораторных грызунов, в частности) к обучению исследуется весьма плодотворно [Zilles et al. 2000; Paratore et al. 2006; Pattij et al. 2007]. Продемонстрированы межлинейные различия в способности грызунов к сложным формам обучения ([Sluyter et al. 1998; Colacicco et al. 2002; Balogh, Wehner 2003; Zarcone et al. 2004; Podgorna, Brown 2002; Pattij et al. 2007] и др.). Был проведен ряд успешных экспериментов по селекции мышей и крыс на высокий и низкий уровни обучаемости ([Escurihuela et al. 1999] и др.). Описано влияние спонтанных мутаций отдельных генов на проявление и выражение таких признаков, а также исследованы их изменения у животных с искусственными мутациями ([Rousse et al. 1998; Segu et al. 2008; Muhia et al. 2010] и др.). В то же время ни в отечественной, ни в иностранной литературе не удается обнаружить сведений о попытках селекции лабораторных грызунов на высокие и низкие уровни выполнения тестов на пространственную память (радиальный лабиринт, водный лабиринт Морриса) или других тестов, адресованных тестированию способностей такого рода.

Генетический компонент изменчивости в способности к экстраполяции было логично искать в экспериментах на лабораторных грызунах, поскольку именно у них можно было бы в дальнейшем проводить более подробный и физиологический, и генетический анализ мозгового субстрата такой способности. Л. В. Крушинский придавал очень большое значение подобному подходу. Однако предпринятые в его лаборатории попытки таких исследований нельзя было назвать полностью удачными. Было проведено сопоставление успешности решения теста на экстраполяцию у мышей разных инбредных линий, сравнение этой способности у диких и domesticированных животных двух видов, а также попытка селекции крыс на высокие показатели данного теста [Крушинский и др. 1975].

Первой неудачей было тестирование способности к экстраполяции у мышей нескольких инбредных линий. В отличие от других ге-

нотипов, мыши линии C57BL/6J, казалось бы, обнаружили способность к экстраполяции — доля правильных решений у этих животных достоверно превышала 50 %-ный случайный уровень. Однако внимательный анализ схемы эксперимента (проведенный З. А. Зориной) позволил заключить, что причина более высоких показателей решения теста мышами этой линии лежит в их более тонком обонянии. Эти мыши искали исчезнувшую из поля зрения приманку по градиенту запаха⁹.

Следующая попытка выявления возможной роли генотипа в определении уровня способности к экстраполяции, оказавшаяся успешной, была проведена с двумя видами животных — лисицами и крысами [Крушинский и др. 1975]. Красные лисицы (дикая форма) обнаружили достоверно высокую способность к экстраполяции по сравнению с серебристо-черными лисицами, прошедшими много поколений разведения в условиях неволи (эксперименты М. Н. Сотской, см. [Крушинский и др. 1975; Крушинский 1986/2009]).

Было также установлено [Крушинский и др. 1975], что лабораторные крысы линий KM, WAG, August и др. в целом не способны к решению задачи на экстраполяцию — доля правильных решений у них не превышала 50 %-ный уровень, что свидетельствовало о случайном «режиме» обхода ширмы (вне зависимости от направления, в котором исчез корм). В то же время, дикие крысы-пасюки и их гибриды с лабораторными крысами (линией KM) были способны к решению этого теста — доля правильных решений при первом предъявлении составляла 75—80 % (см. рис. 2). Полученные на крысах сравнительные данные послужили предпосылкой для проведения селекционного эксперимента. В лаборатории Л. В. Крушинского такая попытка селекции крыс на высокие показатели решения теста на экстраполяцию была проведена, а исходной популяцией для данного селекционного эксперимента стали упомянутые выше гибриды. Для получения каждого следующего поколения отбирали животных с высокими показателями решения данного теста. Однако крысы-потомки от скрещивания таких особей уже со второго поколения селекции стали обнаруживать высокий уровень тревожности, что не давало возможности адекватно оценить уровень решения теста у этих животных. Такой эксперимент был повторен три раза, но результаты были сходными.

⁹ Начиная с этого момента и по сей день все эксперименты по определению способности к экстраполяции у крыс и мышей всегда выполняются с перемещением в противоположную сторону невидимой животному контрольной кормушки с пищевой приманкой, что уравнивает обонятельную стимуляцию с двух сторон камеры.

У грызунов в ходе выполнения теста на экстраполяцию высокий уровень тревожности проявляется в «отказах» животных от выполнения теста, а также в «нулевых» решениях (когда подкормившись из центрального отверстия, животное затем не ищет исчезнувший корм и не подходит ни к одному из боковых отверстий в течение 2 минут). Очевидно, что при этом невозможно получить информацию о выборе животным одного из двух альтернативных вариантов решения теста. Такая боязнь, по-видимому, имеет общие черты с так называемой неофагофобией, т. е. с боязнью приема новой пищи в новой, а потому вызывающей страх обстановке [Dulawa, Hen 2005].

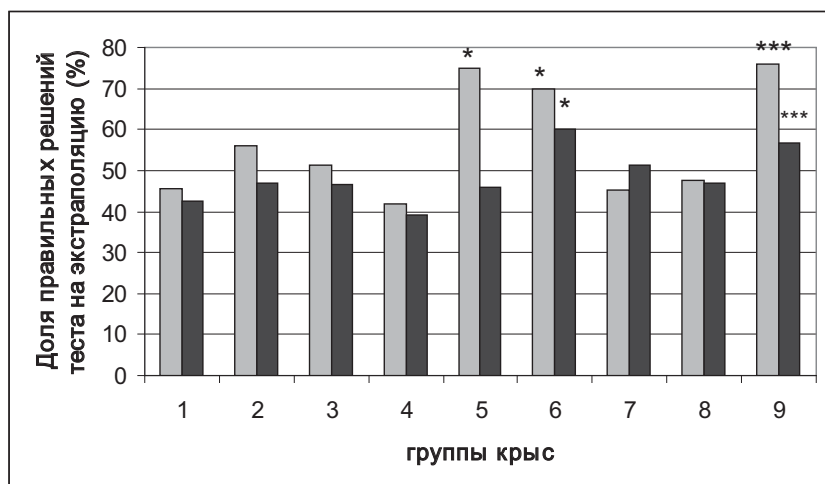


Рис. 2. Доля правильных решений задачи на экстраполяцию у крыс разных генотипов (по [Крушинский и др. 1975]). Обозначения: серые столбики — 1-е предъявление теста, черные — данные по 12—18 предъявлениям теста. Группы крыс: 1 — KM, 2 — AUG/Sto, WAG, серые лабораторные крысы, 5 — дикие крысы-пасюки, 6 — гибриды F1 KM x пасюк, 7 — гибриды F1 KM x AUG, 8 — суммарные данные по всем животным с генотипом диких крыс (пасюки и гибриды, 176 крыс), 9 — суммарные по всем крысам лабораторных линий (191 крыса). *, *** — достоверно отличается от 50 % случайного уровня при $p < 0,05$ и $p < 0,001$, соответственно

Таким образом, пугливость этих животных не позволила получить информацию об уровне их способности к решению задачи на экстраполяцию. Можно предположить, что если в подобном селекционном эксперименте проводить отбор производителей с учетом не только показателей решения теста на экстраполяцию, но и отбирая при этом мало тревожных животных, результаты селекции могут оказаться многообещающими.

В дальнейшем был продолжен поиск генетических групп мышей, способных к решению теста на экстраполяцию, в частности с анализом этой способности у мышей-носителей ряда хромосомных мутаций — транслокаций ряда хромосом (подробно см. статью И. И. Полетаевой, Л. Г. Романовой в настоящей монографии).

Еще одним примером проявления межлинейных различий в этой способности является положительное решение теста на экстраполяцию, обнаруженное у мышей, селекционированных на большой вес мозга [Перепелкина и др. 2006].

СЕЛЕКЦИЯ МЫШЕЙ НА ВЫСОКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РЕШЕНИЯ ТЕСТА НА ЭКСТРАПОЛЯЦИЮ

В настоящее время в лаборатории физиологии и генетики поведения проводится селекционный эксперимент по формированию линии мышей с высокими показателями теста на экстраполяцию. При этом в каждом из поколений отбирают мышей не только по признаку способности к экстраполяции, но и по отсутствию проявлений тревожности (отказов от решения, «нулевых» решений) в этом тесте¹⁰.

Отбор мышей на высокие показатели способности к экстраполяции производили из исходной генетически гетерогенной популяции. Это были гибриды второго и третьего поколений гибридизации (получения потомков реципрокных скрещиваний) линий мышей, прошедших ранее селекцию на большой и малый вес мозга. Как упоминалось выше, мыши этих линий различались по способности к решению данного теста [Перепелкина и др. 2006]. Это были мыши линий БМ (средний вес мозга — $500,6 \pm 4,55$ мг), ММ (средний вес мозга — $432,97 \pm 4,76$ мг), а также RLB и RSB (Russian large/small brain). Последние были получены путем пересадки эмбрионов от мышей линий БМ и ММ животным популяции Swiss в F21 второго селекционного эксперимента на вес мозга [Маркина и др. 2006]. Часть гибридов второго поколения от этих скрещиваний послужили основой для контроль-

¹⁰ Для получения следующего поколения селекции отбор родительских пар проводили в возрасте 90 дней в соответствии с рядом критериев. Критериями для подбора родительских пар мышей (для получения следующего поколения) были: правильность решения теста на экстраполяцию при первом его предъявлении, высокая доля правильных решений (85—100 %) за 6 предъявлений теста, отсутствие у мыши (будущего производителя) «отказов» от решения теста и «нулевых» решений, быстрый подход к центральному отверстию в начале теста (менее 3 мин) и высокая пищевая мотивация, отсутствие других признаков боязни обстановки теста (например, быстрого хаотичного перемещения по камере с попытками вылезти из нее или длительного замирания в углу камеры).

ной генетически гетерогенной популяции (КоЭКС), которую поддерживают свободным скрещиванием в настоящем эксперименте. В возрасте 3 мес. всех мышей данного поколения (от 70 до 150 мышей) тестировали на способность к экстраполяции.

До F6 достоверных половых различий в показателях теста на способность к экстраполяции выявлено не было и данные по решению теста самцами и самками этих поколений представлены суммарно.

В первых семи поколениях селекции доли правильных решений теста на способность к экстраполяции при его первом предъявлении и за шесть предъявлений теста суммарно в группах ЭКС и КоЭКС практически не различались, но в некоторых поколениях отличались от 50 % уровня случайных решений (рис. 3).

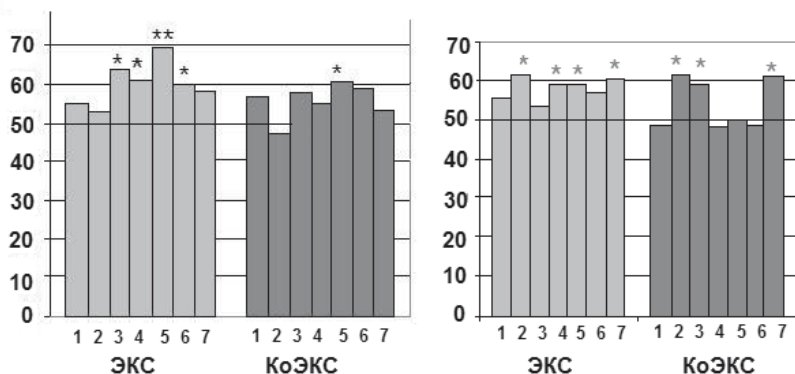


Рис. 3. Доли правильных решений теста на экстраполяцию направления движения у мышей поколений селекции 1—6 (2—7 — по оси абсцисс) на высокие показатели этого теста (ЭКС) и у мышей контрольной популяции (Ко-ЭКС). Показатели решения теста при его первом предъявлении (слева) и за 6 предъявлений теста (справа).

*, ** — достоверно отличается от 50 %-ного случайного уровня при $p < 0,05$ и $p < 0,01$ соответственно

Из гистограммы видно, что отбор мышей на высокие показатели решения теста на экстраполяцию при одновременном отборе против проявлений тревожности не привел к повышению доли правильных решений этого теста. Отметим также, что, начиная с 4-го поколения, доля правильных решений теста при первом предъявлении у мышей обеих групп (ЭКС и КоЭКС) была выше 50 %-ого случайного уровня, но в целом в ходе селекции устойчивой тенденции к повышению доли «решающих» мышей не выявлено.

В последующих поколениях селекции (рис. 4) обнаружили половые различия в способности к решению теста на экстраполя-

цию — доли правильных решений у самцов мышей ЭКС 8-го и 10-го поколений были достоверно выше таковых у самок. Дальнейшее тестирование показателей поведения у самцов и самок ЭКС также выявили половые различия, характер которых оказался неустойчивым. У мышей КоЭКС половые различия были выражены слабее.

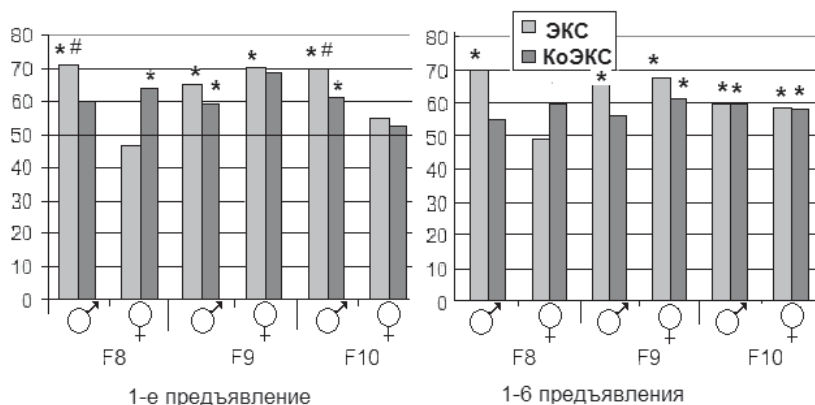


Рис. 4. Доли правильных решений теста на экстраполяцию направления движения у самцов и самок мышей линии, селективируемой на высокие показатели этого теста (линия ЭКС) и у мышей контрольной популяции (КоЭКС). Поколения 8–10. Показатели решения теста при его первом предъявлении (слева) и за 6 предъявлений теста (справа).

* — достоверно отличается от 50 %-ного случайного уровня при $p < 0,05$; # — достоверно отличается от соответствующей доли решений задачи самками этого поколения при $p < 0,05$

Более низкие показатели правильности решения теста на экстраполяцию при последовательных предъявлениях теста, обнаруженные у мышей ряда групп в настоящих экспериментах, ранее были описаны в экспериментах Л. В. Крушинского и его коллег¹¹. Эксперименты с большим числом мышей разных генотипов позволяют нам сделать вывод, что у лабораторной мыши подобные «невротические» явления могут иметь своей причиной относительно высокий уровень реакций страха-тревоги. Анализ уровня тревожности у мышей линии ЭКС, в сравнении с контролем, приведен ниже.

¹¹ Л. В. Крушинский давал этому феномену следующее объяснение. Он считал, что для животных многих видов (к которым относятся, в частности, мыши и крысы) правильное решение теста на экстраполяцию при первом предъявлении оказывается большой «интеллектуальной» нагрузкой, т. е. сопряжено с «перенапряжением ЦНС» и может вести к «невротическим явлениям». Примеры этого им были подробно описаны для врановых птиц, а также для крыс-гибридов [Крушинский 1977; 1986/2009].

СПОСОБНОСТЬ МЫШЕЙ К ЭКСТРАПОЛЯЦИИ И СПОСОБНОСТЬ К ОБУЧЕНИЮ НАВЫКАМ РАЗНОЙ СЛОЖНОСТИ

Незначительные различия в способности к экстраполяции, которые были обнаружены по ходу искусственного отбора к 6-му поколению, следовало сопоставить с возможными различиями в способности этих животных к обучению. Основанием к этому было ранее продемонстрированное соответствие между этими когнитивными признаками у мышей, селектированных на разный вес мозга, а также у мышей с робертсоновской транслокацией Rb(8,17)1Het (см. статьи И. И. Полетаевой и Л. Г. Романовой). Можно было предположить, что наличие у животных способности к экстраполяции сопровождается и их более высокой способностью к обучению.

У мышей ЭКС и КоЭКС тестирование способности к обучению проводили в Т-образном лабиринте (см. рис. 5)¹².

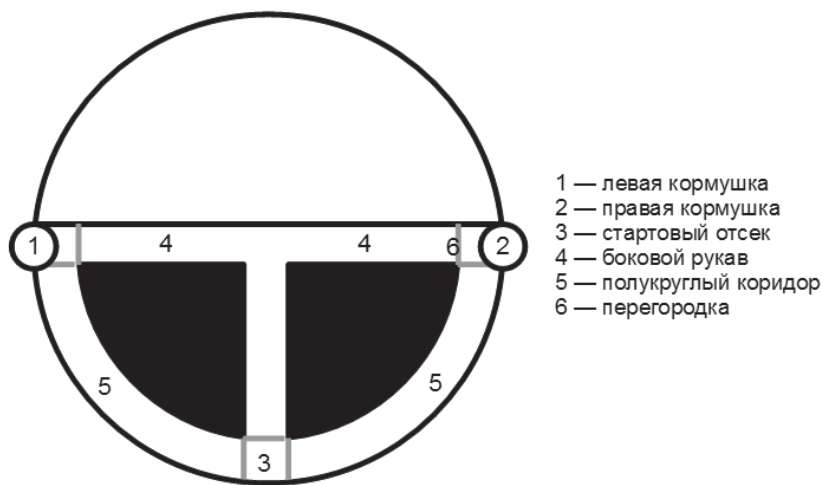


Рис. 5. Схема Т-образного лабиринта.

Серым цветом обозначены поднимающиеся перегородки

¹² Лабиринт состоял из стартового отсека (6 × 6 см), центрального рукава (30 × 6 см) и симметричных боковых рукавов (30 × 6 см), а также полукруглых коридоров, по которым животных возвращали в центральный отсек, не прибегая к взятию их в руки (рис. 5). У мышей вырабатывали условно-рефлекторную реакцию побежки из стартового рукава в тот боковой рукав Т-образного лабиринта, где располагали маленькую чашку с молоком (см. рис. 5). В конце каждого из боковых рукавов находился вход в полукруглый коридор, через который животное могло снова попасть в стартовый отсек. Кормушку, в которой не было молока (в противоположном боковом рукаве), закрывали перегородкой.

Схема эксперимента была следующей. Животное помещали в стартовый отсек и выпускали в лабиринт, открывая доступ к кормушке и «пустому» боковому отсеку. Если мышь находила подкрепление за заданное время (2 мин), то это считали «положительным решением». Подход к концу «пустого» бокового рукава был «отрицательным решением». Как только мышь подходила к кормушке или доходила до конца неподкрепляемого рукава, открывали полукруглый коридор, по которому животное попадало в стартовый отсек. Если за 2 мин мышь не подходила к концу любого из боковых рукавов, регистрировали «отказ от решения», и животное (без взятия в руки) возвращали в стартовый отсек. Регистрировали (вручную) латентный период каждой попытки. Оценивали различия средних величин латентных периодов между мышами ЭКС и КоЭКС при «правильных» реакциях — т. е. при подходе к корму.

Обучение мышей проводили в течение трех дней, предоставляя каждому животному возможность сделать по 10 попыток в опытный день. Подкрепляемый рукав лабиринта для каждого животного выбирали случайным образом. Критерием обученности считали выполнение 80 % (и выше) правильных решений в течение опытного дня, либо совершение 7 побегов подряд в подкрепляемую сторону. Если животное достигало критерия обученности в первый или второй дни опыта, то на следующий день осуществляли переделку условно-рефлекторного навыка — начинали подкреплять перемещение и подход к поилке, располагавшейся в рукаве Т-образного лабиринта, противоположном изначальному. Показателями успешности обучения, таким образом, были доля мышей, достигших критерия обученности, и также быстрота выполнения ими подхода к подкрепляемому концу бокового рукава. Результаты этого теста с мышами-самцами F6 ЭКС и КоЭКС показали, что и по числу животных, достигших условный критерий, и по доле мышей, осуществивших переделку навыка, группы мышей ЭКС и КоЭКС 6-го поколения не различались. В то же время средние величины латентных периодов побегов в Т-образном лабиринте были достоверно короче у мышей линии ЭКС. Кривые «накопления», построенные как доля правильных побегов относительно всего числа предъявлений задачи на обучение, показали более успешное обучение мышей ЭКС. «Накопление» побегов в подкрепляемый рукав у мышей обеих групп было наиболее интенсивным в период первых десяти предъявлений теста, после чего кривые стали почти параллельными оси абсцисс, что свидетельствует в среднем о невысоком уровне совершенствования навыка.

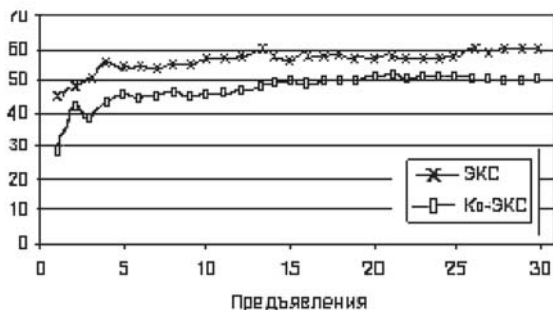


Рис. 6. Кривые накопления «правильных» подходов к корму в Т-образном лабиринте у мышей F6 по данным 3 дней обучения (30 побегов). По оси ординат — доля (%) побегов в подкрепляемый рукав лабиринта (по отношению к общему числу побегов)

Таким образом, среди мышей-самцов КоЭКС F6 было не меньше животных, достигших условного критерия обученности, чем среди ЭКС. Однако по результатам анализа латентных периодов правильного решения задачи и «кривых накопления» обучение мышей ЭКС было успешнее. Возможно, что некоторая противоречивость данных по обучаемости мышей этих групп связана с «гетерогенностью состава» линии ЭКС, которая проявилась в наличии «хорошо» и «плохо» решающих животных из определенных пометов по данным теста на экстраполяцию [Перепелкина и др. 2011].

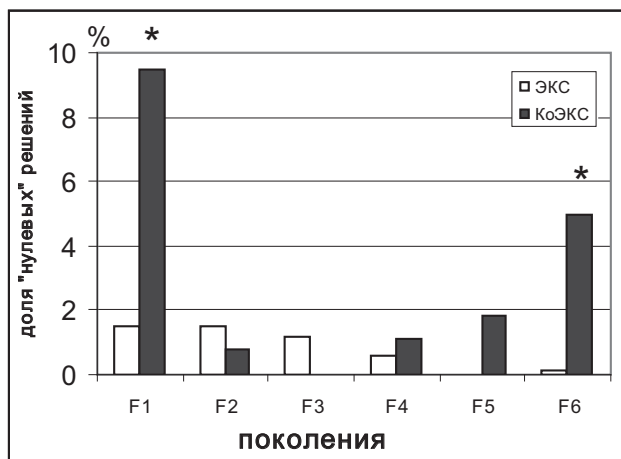
УРОВЕНЬ ТРЕВОЖНОСТИ МЫШЕЙ ЭКС И КоЭКС В ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ СЕЛЕКЦИИ

Таким образом, в линии ЭКС к 10-му поколению селекции не выявлено ответа на селекцию на высокие показатели теста по способности к экстраполяции. Напомним, что вторым критерием, по которому проводили отбор производителей в линии ЭКС было отсутствие проявлений тревожности в тесте на экстраполяцию (т. е. отсутствие «отказов» от решения и «нулевых» решений, см. выше). Оказалось, что в F1—F6 это вызвало достоверное снижение данных показателей (рис. 7).

Уровень тревожности и стресс-реактивности мышей ЭКС и Ко-ЭКС анализировали в тестах приподнятого крестообразного лабиринта¹³ (ПКЛ) и «открытое поле», а также в батарее тестов, предложенной Р. М. Салимовым [Маркина и др. 19996].

¹³ Установка ПКЛ имела следующие размеры: высота над полом — 28 см; длина каждого рукава 20 см; ширина светлых рукавов — 4,7 см; темных — 5,1 см; высота сте-

А



Б

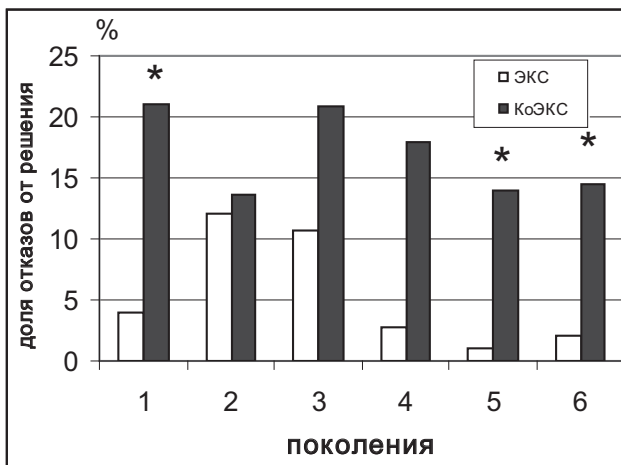


Рис. 7. Доля нулевых решений (от общего числа предъявлений, А) и доля отказов от решения задачи на экстраполяцию (Б) у мышей ЭКС и КоЭКС в последовательных поколениях селекционного эксперимента.

* — достоверно отличается от соответствующей доли контрольной группы при $p < 0,05$

нок темных рукавов — 14,2 см; размер центральной площадки 4,7 × 5,1 см. Длительность теста составляла 3 мин. Регистрировали время, проведенное в светлых рукавах лабиринта, число выходов в них, «свешивания» с открытых рукавов, число переходов между темными рукавами и выглядываний из них, число стоек (исследовательская активность), эпизодов груминга и болюсов дефекации. Тест предъявляли однократно.

Приподнятый крестообразный лабиринт. В таблице 1 представлены данные по поведению мышей ЭКС и КоЭКС в этом тесте у F4. Практически во всех случаях показатели тревожности у мышей КоЭКС были выше (со слабой выраженностью половых различий). Поскольку тест ПКЛ считается одним из наиболее информативных для характеристики тревожности мышей, полученные данные позволяют заключить, что ответ на селекцию против проявлений тревожности у мышей в ситуации теста на способность к экстраполяции действительно имеет место — уровень тревожности мышей ЭКС был ниже, по сравнению с мышами контрольной популяции КоЭКС.

Таблица 1

Показатели поведения (индексов тревожности) мышей ЭКС и КоЭКС (F4) в тесте приподнятого крестообразного лабиринта (однофакторный ANOVA)

Элементы поведения	ЭКС n = 31	КоЭКС n = 20	F	p
Время в светлых рукавах	50,7 ± 4,39	23,9 ± 4,9	16,6	0,000175
Выходы в светлые рукава	4,9 ± 0,39	2,29 ± 0,47	18,06	0,000098
Свешивание с откр. рукавов	9,9 ± 1,2	3,9 ± 0,88	13,6	0,000565
Груминг	1,5 ± 0,23	2,95 ± 0,5	8,2	0,006171

Сходные данные были получены и для мышей 5-го и 6-го поколений селекции (данные не приводятся). Надежность данного вывода была подтверждена и в других тестах, в частности, в батарее тестов, предложенной Р. М. Салимовым (закрытый крестообразный лабиринт, «неизбегаемая скользкая воронка», акустическая стартл-реакция).

Эта батарея включает в себя тестирование особенностей организации исследовательского поведения мышей, помещенных в новую, достаточно сложную по конфигурации, но не стрессирующую среду — в установку «закрытого крестообразного лабиринта», а также тестирование стресс-реактивности, склонности к активной стратегии избегания неприятной ситуации и акустическую стартл-реакцию (данные не приводятся). В батарее тестов были использованы мыши — самцы и самки — F4 ЭКС (n = 31) и КоЭКС (n = 20).

*Закрытый крестообразный лабиринт*¹⁴. В этом тесте мыши ЭКС 6-го поколения достоверно быстрее обследовали пространство лаби-

¹⁴ Закрытый крестообразный лабиринт — это камера из прозрачного пластика, состоящая из центрального отсека размером 15 × 15 см и четырех крестообразно расположенных такого же размера боковых отсеков (рис. 8А). Помещенной в центральный

ринта (заход во все рукава) ($F_{1-26} = 7,04$, $p < 0,01$), тогда как у мышей КоЭКС было достоверно больше стереотипных повторных заходов в только что посещенный отсек ($F_{1-26} = 7,01$, $p < 0,01$). Уровень дефекации был также выше у КоЭКС ($F_{1-26} = 6,19$, $p < 0,05$).

Межлинейные различия, обнаруженные в показателях этого теста, свидетельствовали о более четко выраженной исследовательской активности у мышей ЭКС, а также о склонности мышей КоЭКС к стереотипному чередованию заходов в одни и те же отсеки. Эти данные частично подтверждают предварительный вывод о более выраженной тревожности у мышей КоЭКС.

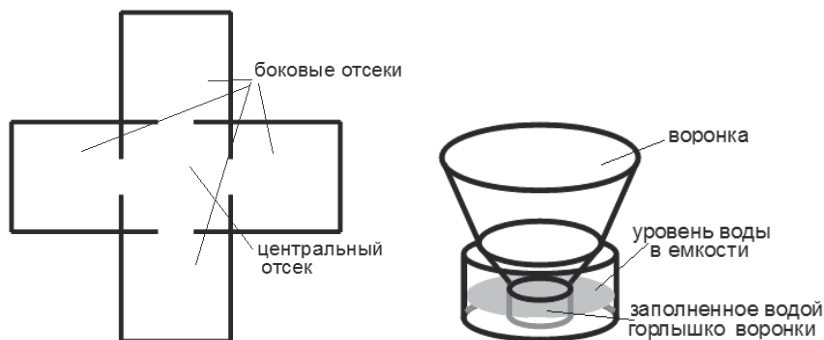


Рис. 8. Схемы закрытого крестообразного лабиринта (слева) и неизбежной скользкой воронки (справа)

Тест «неизбежной скользкой воронки»¹⁵. При сравнении поведения мышей ЭКС и КоЭКС (F_4) в данном тесте было обнаружено, что суммарная продолжительность эпизодов с попытками выпрыгнуть (т. е. активно избавиться) была достоверно больше у мышей линии ЭКС

отсек мыши дают возможность обследовать лабиринт, с регистрацией в полуавтоматическом режиме последовательности посещения ею боковых отсеков. Обработка по специальной программе позволяла оценить временные параметры поведения и стратегию посещений (визитов) в рукава (см. [Маркина и др. 1999a]).

¹⁵ Этот тест проводили в большой стеклянной воронке (верхний диаметр — 27 см), укрепленной над стеклянной емкостью с водой. Диаметр заполненного водой горлышка ($t\ 20^\circ\text{C}$) — 5 см (рис. 8Б). Животное помещали в воду горловины воронки и в течение 3 мин в полуавтоматическом режиме регистрировали следующие альтернативные состояния мыши: иммобилизация (животное сидит в воде без движения), пассивное избегание (животное находится в «распластанной позе» над горловиной воронки, избегая таким образом, воды), активное избегание (попытки выпрыгнуть из воронки, при которых мышь соскальзывает вниз), нереализованные попытки вылезти (находясь в воде, мышь старается ее избежать, но лишь активно перебирает передними лапами по стеклянной стенке воронки). Оценивали число эпизодов и длительность каждого из указанных типов реакции.

по сравнению с КоЭКС ($50,3 \pm 7,64$ с и $19,02 \pm 5,24$ с, $F_{(8,40)} = 8,87$, $p = 0,005$). В F6 различия в этом тесте оказались менее выраженными, чем в F4, и при сохранении общего «знака» различий они были недо-
стоверными.

Проявление страха и тревоги у мышей ЭКС и КоЭКС в тесте «открытого поля» (см. ниже) в виде числа эпизодов груминга также обнаружили межлинейные различия — у мышей ЭКС их было меньше (в ряде вариантов опыта — достоверно).

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ АКТИВНОСТЬ МЫШЕЙ ЭКС И КоЭКС

*Тест «открытое поле»*¹⁶ предъявляли только двум группам самцов мышей ЭКС и КоЭКС 6-го поколения. Каждому животному тест предъявляли дважды с интервалом в 5 мин. Первый раз в обычном виде («фон»), второй раз — с незнакомым предметом в центре (фаянсовый стакан высотой 8 см и диаметром — 8 см). Суммарный уровень двигательной активности (число пересеченных сторон квадратов за 5 мин теста) как в «фоне», так и с предметом, был выше у мышей ЭКС. Поминутный анализ этого показателя (рис. 9) позволил выявить, что у мышей КоЭКС, в отличие от ЭКС, уровень двигательной активности при первом, «фоновом» тестировании снижается к концу опыта.

Можно дать два взаимно не исключających друг друга предположительных объяснения этого факта. Во-первых, планомерное снижение уровня двигательной активности со временем у мышей КоЭКС может отражать более интенсивное, чем у ЭКС, привыкание к обстановке теста (угашение исследовательской активности). Во-вторых, если предположить, что в высокой двигательной активности в начале теста имеется вклад испуга мышей КоЭКС — их большей тревожности, то постепенное снижение скорости перемещения может быть свидетельством привыкания к арене и снижения страха.

Уровень двигательной активности в центре арены «открытого поля» является более четким показателем уровня исследовательской активности животных в данном тесте, чем суммарный уровень активности — животное выходит в центр арены, преодолевая естественный страх перед открытым пространством. Сравнение этого показателя выявило достоверно более высокую активность у мышей ЭКС, что обнаруживалось как при первом, «фоновом» тестировании, так и при

¹⁶ В тесте «открытое поле» — диаметр арены был 80 см, сторона квадрата — 8 см, в полу имелось 16 отверстий-«норок» диаметром 9 мм.

обследовании животными незнакомого предмета в последующих 5 мин теста (рис. 10).

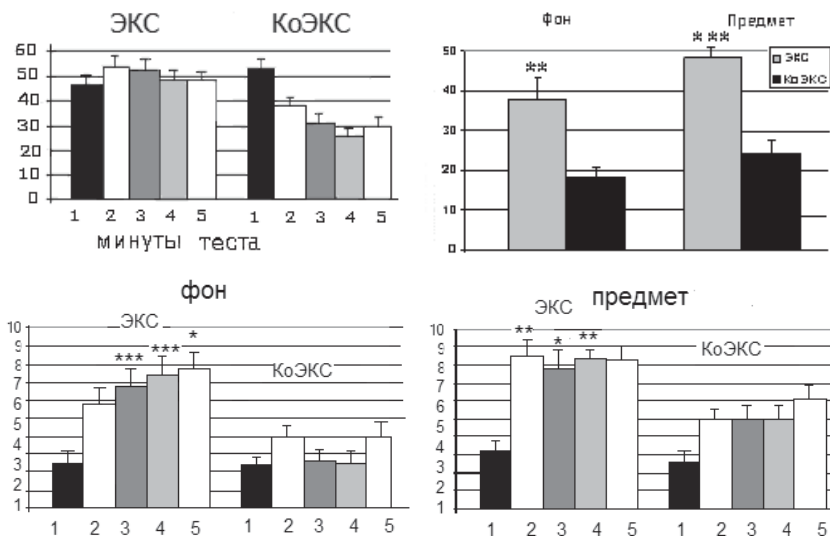


Рис. 9. Исследовательская активность мышей ЭКС и КоЭКС 6-го поколения селекции в тесте «открытое поле». Число вертикальных «стоек» у мышей ЭКС и КоЭКС в тесте «открытого поля» в последовательные минуты теста при фоновом тестировании и при обследовании незнакомого предмета. По оси ординат — число стоек.

*, **, *** — достоверно отличается от показателей КоЭКС, при $p, 0,05$, $p < 0,01$; $p = 0,001$ соответственно

Вертикальные стойки и заглядывания в отверстия в полу («норковые реакции») у мышей и крыс — это инстинктивные движения, характерные для проявления исследовательской мотивации. По ходу 5-мин теста (и в «фоне», и с предметом) число стоек у мышей ЭКС постепенно возрастало, чего не обнаруживалось у КоЭКС (рис. 9). Число норковых реакций за 5 мин период теста у мышей ЭКС также было достоверно выше (данные не приводятся). Межлинейные различия в уровне исследовательской активности были обнаружены также и в реакции мышей ЭКС и КоЭКС на помещение в центр арены незнакомого предмета (больше число пересеченных сторон квадратов в центре, рис. 9Б). У мышей ЭКС контактов с этим предметом было достоверно больше ($p < 001$) как суммарно за 5 мин, так и по отдельным минутам теста.

Представленные данные свидетельствуют, что в 6-м поколении селекции имели место достоверные межлинейные различия в уров-

не тревожности между мышами контрольной популяции КоЭКС (потомки популяции, на основе которой проводили отбор) и мышами ЭКС, селектированными на высокие значения решения теста на экстраполяцию и низкий уровень тревожности. Иными словами, на уровне 6-го поколения селекции отбор животных, не проявлявших признаков страха и тревоги в ходе данного теста, привел к ослаблению этого поведения у потомков. Параллельно со снижением уровня тревожности у мышей ЭКС выявлен более высокий уровень исследовательской активности. Эти результаты позволяют говорить, что селекция мышей на сниженную тревожность действительно дала результат.

В следующих поколениях селекции (наиболее подробно было проанализировано поведение мышей F9 и F10) соотношение показателей тревожности и исследовательской активности у мышей ЭКС и КоЭКС оказалось сложнее. В F9 уровень тревожности мышей КоЭКС был несколько выше, чем у ЭКС (однако по ряду показателей часто недостоверно). В то же время в этих поколениях обнаруживаются достоверные половые различия (рис. 10), как и в успешности решения теста на экстраполяцию (см. выше). В частности в F9 они обнаруживаются в виде более высокой тревожности самцов ЭКС по сравнению с самками. В то же время у мышей КоЭКС половые различия в этом поколении не выявились.

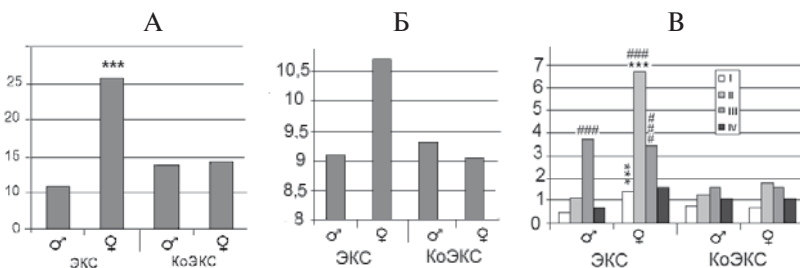


Рис. 10. Показатели поведения мышей ЭКС и КоЭКС (F9) в тесте ПКЛ. А — время в светлых рукавах; Б — число стояк в темных рукавах; В: I — число выходов в светлые рукава,

II — число свешиваний, III — число эпизодов груминга, IV — число актов дефекации.

*** — достоверно отличается от показателей самцов линии ЭКС,

— достоверно отличается от показателей самцов и самок линии КоЭКС при $p < 0,001$

Тестирование в ПКЛ мышей F10 показало иные, чем у F9, результаты (рис. 11). Оказалось, что наименее тревожной оказалась группа самок КоЭКС (у них было больше время, проведенное в светлых рукавах, а также число выходов в рукава, свешиваний и эпизодов груминга), причем они отличались и от самок ЭКС и от самцов контрольной популяции. В то же время такой важный показатель исследователь-

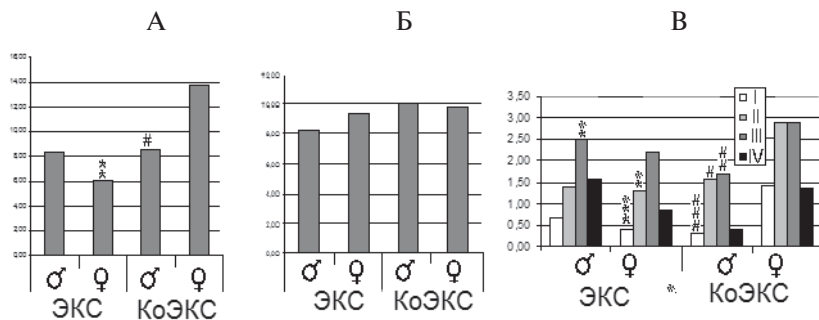


Рис. 11. Показатели поведения мышей ЭКС и КоЭКС (F10) в тесте ПКЛ. А — время в светлых рукавах; Б — число стоек в темных рукавах; В — как на рис. 11. #, ##, ###, — достоверно отличается от показателей самок линии КоЭКС при $p < 0,05$, $0,01$ и $0,001$, соответственно, *, **, *** — достоверно отличается от показателей самцов или самок линии КоЭКС при $p < 0,05$, $0,01$ и $0,001$, соответственно

ской активности, как число стоек, различий между ЭКС и КоЭКС, а также между самцами и самками не обнаружил (тогда как в F9 этот показатель был значительно выше у самок ЭКС).

Возможно, что межлинейные различия по показателям исследовательского поведения явились следствием изменения тревожности животных во время тестов — исследование новой среды и ее элементов стало в этих условиях более интенсивным.

РЕШЕНИЕ МЫШАМИ ЭКС И КоЭКС КОГНИТИВНОГО ТЕСТА «ПОИСК ВХОДА В УКРЫТИЕ» (PUZZLE-BOX)

Тест на поиск входа в укрытие был предложен несколько лет назад [Galsworthy et al. 2005b] в исследовании, которое было направлено на выявление так называемого «фактора g», т. е. некоей внутренней переменной, под влиянием которой находится выполнение нескольких разных по структуре тестов на обучение (Т-образный лабиринт, лабиринт Хейбба-Вильямса, водный лабиринт Морриса и др., см. [Galsworthy et al. 2002]). Тест состоит в предъявлении животному последовательности усложняющихся «ситуаций». В этом тесте мышь помещают в большую ($58 \times 28 \times 27,5$ см) ярко освещенную камеру, из которой есть выход в меньшее по размеру темное отделение (14 см с той же шириной и высотой) через узкий лаз (шириной 4 , глубиной 2 и длиной 15 см), расположенный несколько ниже уровня пола камеры (рис. 12). Выполнение теста мышью базируется на стремлении

убежать с открытой ярко освещенной площадки в более комфортное темное отделение, причем выполнение реакции убегания «осложнено» для животного препятствиями.

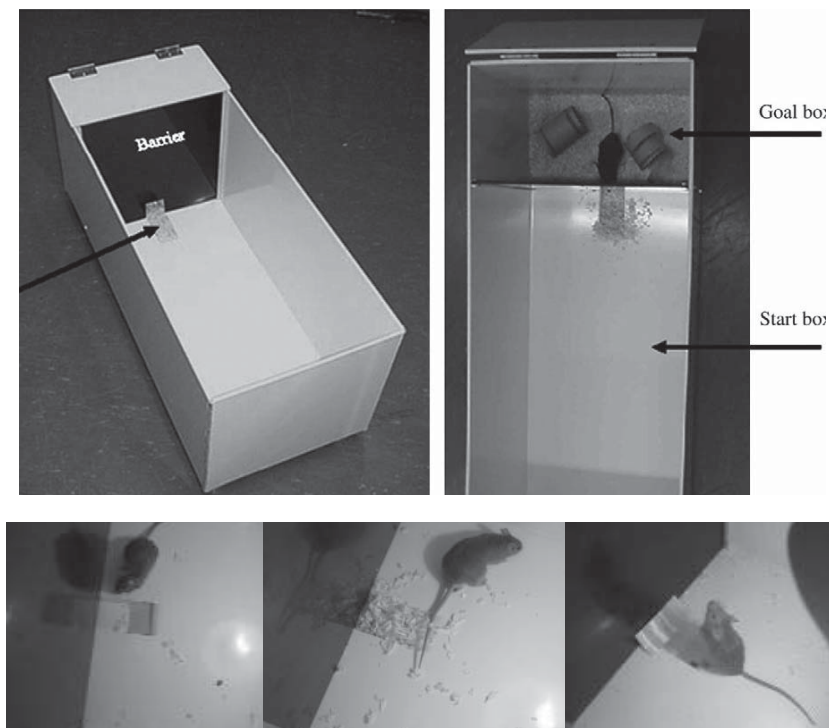


Рис. 12. Установка для тестирования «поиска входа в укрытие». А и Б — общий вид установки (из [Ben-Abdallah et al. 2011]). В — Д — наши эксперименты. В — открытый «лаз», Г — лаз присыпан стружкой, Д — лаз закрыт легкой пробкой

Тест на поиск входа в укрытие предъявляли каждому животному 10 раз в течение 3-х опытных дней (последовательные этапы приведены в табл. 2), оценивали время решения теста. В тестах 5, 8 и 10 изменялся характер задачи на избегание, поскольку вводили «когнитивный» компонент задачи. Для решения теста 5 у животного должно было быть представление о «неисчезаемости» объекта (в данном случае — должно было быть представление о том, что путь, по которому можно попасть в безопасное отделение камеры, продолжает существовать). В этом отношении тест 5 сходен с задачей на экстраполяцию, при которой успешно решающее эту задачу животное должно «понимать», что кормушка с молоком, исчезнувшая из поля зрения, продолжает

существовать и что ее требуется найти. В тестах 8 и 9, когда вход в лаз закрыт легкой пробкой, помимо вышеуказанной необходимости понимать «неисчезаемость» пути в темное отделение, животному следует понять необходимость манипуляции с пробкой — т. е. вынуть ее из лаза.

Таблица 2

Основные этапы теста на поиск входа в укрытие

Дни опыта	№ теста	Содержание теста*
1	1	Лаз открыт, в перегородке 3 квадратных окошка
	2	Повторение теста 1
	3	Лаз открыт, в перегородке нет окошек
2	4	Повторение теста 3 (оценка долговременной памяти, через 24 ч)
	5	Лаз присыпан стружкой «в край» (когнитивная задача на «неисчезаемость объекта»)
	6	Повторение теста 5 (оценка краткосрочной памяти)
3	7	Повторение тестов 5 и 6 (оценка долгосрочной памяти)
	8	Лаз закрыт легкой пробкой, которую мышь может вытащить зубами (когнитивная задача с необходимостью манипулирования предметом)
	9	Повторение теста 8 (оценка краткосрочной памяти)
	10	Лаз присыпан стружкой, которая закрывает всю ширину камеры около перегородки слоем в 4—8 см (когнитивная задача)

* — тесты 1—7 и 10 предъявляли в течение 3 мин (в случае отсутствия решения время решения считали равным 180 с), тесты 8 и 9 предъявляли в течение 4 мин (в отсутствие решения теста время решения принималось равным 240 с)

На рис. 13 представлены результаты тестирования самцов мышей ЭКС и КоЭКС (общее число животных $n = 80$) девятого поколения селекции. Эксперимент был проведен с двумя выборками животных. Часть животных тестировали до проведения тестов на способность к экстраполяции и ПКЛ, а остальных — после этих тестов. Несмотря на отсутствие достоверных различий между этими выборками, ход кривых показывает несколько большее время решения тестов у мышей КоЭКС, не имевших опыта тестирования. Эти различия можно отнести за счет несколько большей пугливости мышей КоЭКС, которые не подвергались предварительному тестированию и, соответственно, взятию из клетки (хэндлингу). Решение тестов 5, 8 и 10 мышами ЭКС

и КоЭКС также занимало больше времени у мышей ЭКС. Однако это в первую очередь относится в тестам 5 и 10, которые были решены всеми животными обеих выборок.

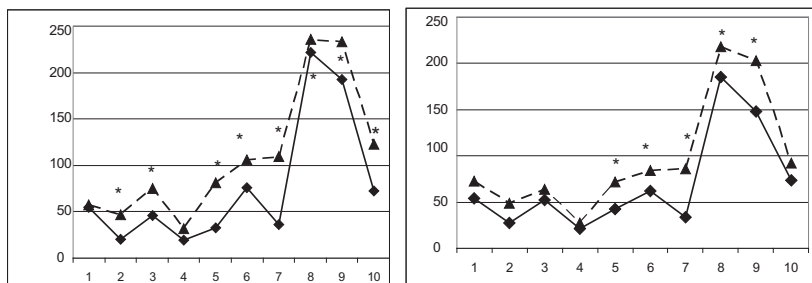


Рис. 13. Время решения мышами ЭКС и КоЭКС (F9) теста на поиск входа в укрытие (с, ось ординат). А — до тестов на способность к экстраполяции и ПКЛ (ЭКС $n = 20$, КоЭКС $n = 18$), Б — после этих тестов (ЭКС $n = 13$, КоЭКС $n = 11$). Ромбы — мыши линии ЭКС, треугольники — КоЭКС; по оси абсцисс — последовательные предъявления тестов.

* — достоверно отличается от показателя ЭКС при $p < 0,05$



Рис. 14. Пример. Мышь линии ЭКС, которая обнаружила способность к манипулированию «пробкой», препятствовавшей прохождению в темное отделение камеры (тест 8, см. текст)

В то же время тесты 8 и 9 оказались очень «трудными» для мышей обеих линий. Различия в среднем времени решения тестов 8 и 9 определяются тем, что среди мышей КоЭКС было достоверно больше, чем среди ЭКС, животных, которые не смогли вытащить пробку из лаза за 4 минуты теста (и которым приписывалось, соответственно, время решения в 240 с) (см. рис. 14). Оказалось, что суммарно среди мышей ЭКС за 4 мин теста не решило 16 мышей из 41 (39 %), тогда как среди КоЭКС их было 32 из 39 (82 %) — различия между этими долями достоверны (метод ф, $t = 3,648$, $p < 0,001$). Для 9-го теста эти величины составили соответственно 13 мышей из 41 (31,7 %) и 30 мы-

шей из 39 (76,9%). Различия между этими долями также достоверны ($t = 4,4663$, $p < 0,001$). В частности, время решения 7-го теста — предъявления лаза, присыпанного стружкой «в край» через 24 часа после первых двух его предъявлений — было не только достоверно короче у мышей ЭКС ($F_{(1-34)} = 4,22$, $p = 0,047477$), но и короче у мышей обеих групп, которые уже участвовали в других экспериментах ($F_{(1-34)} = 7,84$, $p = 0,008331$). В тестах с 8-го по 10-й различия такого же характера высоко достоверны как по ANOVA, так и по *post hoc* оценке методом LSD Фишера.

Подсчет коэффициентов корреляции между показателями решения теста на экстраполяцию и быстротой (успешностью) решения тестов «с пробкой» позволил обнаружить, что у мышей ЭКС имеется достоверная ($p < 0,05$) отрицательная корреляция правильности решения экстраполяционной задачи и латентностью решения второго теста с пробкой ($r = 0,52$ для первого и $r = 0,47$ для шести предъявлений), в то время как у КоЭКС такой корреляции не выявлено. Это означает, что у ЭКС правильность решения теста на экстраполяцию коррелирует с более быстрым решением теста «с пробкой».

В целом данные по селекции лабораторных мышей на когнитивный признак — способность к решению теста на экстраполяцию направления движения стимула — свидетельствуют об отсутствии значимого ответа на отбор. У мышей линии ЭКС не обнаруживалось устойчивого превышения доли правильных решений этого теста над случайным уровнем. Из показателей успешности решения задачи на экстраполяцию мыши линии ЭКС отличались от контрольной популяции КоЭКС (вплоть до 10-го поколения) только по доле животных, успешно решивших данный тест (5—6 правильных решений за опытный день).

Обращает на себя внимание еще один результат, полученный в данном исследовании. Как видно из рис. 3, доля правильных решений теста на экстраполяцию при первом предъявлении задачи у мышей КоЭКС 4—6 поколений достоверно превышала 50 % случайный уровень и в абсолютном выражении была даже выше (но недостоверно) таковой у мышей ЭКС (родители которых отбирались по признаку высоких показателей решения этого теста). Успешность решения задачи мышами КоЭКС при последующих ее предъявлениях была ниже, чем при первом, и не превышала 50 %-ого случайного уровня.

В сопоставлении с тем, что снижение уровня тревожности у мышей ЭКС, особенно четко выраженное в ($F4-F6$), не сопровождалось повышением у них успешности решения этого теста, эти данные позволяют высказать три (альтернативных) предположения. Первое

предположение заключается в том, что ответ на отбор по сложному когнитивному признаку требует значительно более длительной селекции, нежели первые 10 поколений, и в дальнейшем ответ на отбор начнет обнаруживаться. Второе предположение — это допущение наличия в поведении мышей (и, естественно, в мозговом субстрате поведенческих реакций) достаточно устойчивой «ассоциации» пластичности поведения (решение задачи на экстраполяцию как ее проявление) с «необходимым и достаточным» уровнем тревожности. Очевидным образом, такая ассоциация может обнаружиться и в функции мозговых систем, контролирующих поведение. Во многих исследованиях отмечается существование связи между проявлениями тревожности и способностью к обучению (преимущественно на уровне взаимно исключающих влияний), а также важная роль уровня исследовательской активности и внимания в проявлении адаптивной пластичности поведения ([Deco, Thiele 2009; Matzel, Kolata 2010; Chica et al. 2013] и др.).

В то же время существуют достаточно веские основания предполагать, что проявления тревожности и пластичность поведения связаны между собой. Об этом свидетельствуют данные по генетическим основам поведения, полученные в последние годы при анализе поведения мышей — искусственных мутантов по очень большому числу нейрогенов, а также в селекционных экспериментах, в которых животных подвергали отбору на крайние значения признаков, связанных с тревожностью, страхом и стресс-реактивностью.

Селекционные эксперименты по созданию линий крыс и мышей, контрастно различающихся по проявлениям тревоги в тесте ПКЛ (мыши и крысы линий *HAB* и *LAB*, с высокой и низкой тревожностью соответственно), а также крысы разных линий, селектированные по признакам проявления тревожности в ПКЛ, обнаружили различия и по показателям теста открытого поля, связанным с тревожностью, и по тесту Порсолта [Liebsch et al. 1998]. Эти линии крыс различались по характеру адаптации к стрессирующей ситуации — *HAB* более подвержены действию стрессоров и предпочитали пассивные стратегии реагирования. У них была выше реактивность оси гипоталамус-гипофиз-надпочечники и активность вазопрессинергических нейронов в паравентрикулярных ядрах гипоталамуса [Neumann, Landgraf 2012]. У крыс этих линий и у двух линий мышей, также селектированных на высокий и низкий уровни тревожности, обнаружены различия в экспрессии гена аргинин-вазопрессина в гипоталамусе [Neumann, Landgraf 2012; Landgraf, Wigger 2002]. У крыс *LAB* была повышена также экспрессия гена глиоксилазы-I (*Glo-I*), энзима антиоксидантной системы, что может быть связано с более низкой стресс-реактивностью

животных этой линии. Эти результаты свидетельствуют о достаточно четких нейрохимических различиях между высоко- и низкотрещивными животными. В нейрохимическом определении уровня тревожности участвует также и серотонинергическая система, которая, как известно, связана и с выполнением когнитивных тестов [Commissaris et al. 2000; Zilles et al. 2000].

Как уже упоминалось, данных по селекции мышей и крыс на успешность обучения в тестах радиального или водного лабиринта найти не удастся. Анализ генетического определения таких способностей у мышей проводится другими методами, например, методом локусов количественных признаков (*quantitative trait loci*, *QTL*), который сформировался на базе создания и подробного исследования поведения у мышей рекомбинантных инбредных линий. Было, например, показано, что на хромосомах 4 и 12 расположены локусы, неслучайно связанные с высокими показателями выполнения животными теста Морриса [Steinberger et al. 2003]. Использование молекулярно-биологического подхода (*microarray*) позволило оценить особенности картины экспрессии большого числа генов в гиппокампе (их было выявлено более 1200) после выполнения крысами задачи на пространственную память в водном лабиринте Морриса (по сравнению с активным и пассивным контролем). При этом «паттерн» экспрессии генов в гиппокампе при обучении условному рефлексу страха достоверно отличался от такового при обучении пространственному навыку [Paratore et al. 2006]. Влияние уровня тревожности и подверженности стрессу и самого состояния стресса на способность к обучению анализируется в литературе достаточно подробно. Многочисленные данные показывают, что модулирующее действие стресса может осуществляться путем активации стероидных рецепторов, что, в свою очередь, может видоизменять глутаматергическую нейротрансмиссию и экспрессию таких важных соединений, как *NCAM* и *MAPK* (см. обзор [Bangasser, Shors 2010]). В настоящее время считают, что связь решения когнитивного теста с состоянием тревоги опосредуется, видимо, сложными взаимодействиями глутаматергических и ГАМКергических систем нейронов и участием ГАМКергических интернейронов, в частности [Möhler 2007; 2009].

Есть и популяционно-генетический аспект проблемы. Сложные признаки (в том числе и большинство признаков поведения) состоят из большого числа иерархически организованных «подчиненных признаков». Предполагается, что естественный отбор (или половой отбор) имеет мишенью действия признаки более высокого уровня биологической организации (например, отбор на определенные

особенности поведения) при условии существования генетической изменчивости по этому признаку [Garland, Kelly 2006]. Основанием для такого заключения являются данные по проявлению половых различий в экспериментах по селекции лабораторных мышей на высокую произвольную активность (бег в колесе). Оказалось, что у самок уровень активности был выше, чем у самцов (в 1,11 раза, 43-е поколение селекции). Как скорость бега в колесах, так и, частично, время, занятое этим поведением, у самцов и самок изменились в результате селекции по-разному, причем это было продемонстрировано на 4 параллельно селектируемых линиях [Garland et al. 2011]. Отметим, что половые различия неожиданно проявились в показателях классических УР у мышей с нокаутом по глициновому транспортеру [Dubroqua et al. 2011]. Авторы полагают, что картина различий в экспрессии генов между линиями, которые селектировались на один и тот же признак, но на основе разных популяций, может определяться аллельным составом этих популяций. Однако в нашей работе селекция (хотя только с одной парой линий) производилась на основе одной и той же популяции с высокой генетической гетерогенностью и с использованием нескольких пар животных-основателей, а отбор проводили с избеганием инбридинга. Это позволяет исключить возможные резкие различия в аллельном составе популяций ЭКС и КоЭКС, а также исключить возможное влияние эффекта основателя. Эти соображения позволяют говорить о том, что показатели поведения мышей селектируемой линии ЭКС, полученные на животных первых поколений, определяются коррелятивными сдвигами в организации ЦНС и поведения при селекционном «вмешательстве» в фенотип лабораторной мыши (достаточно адаптированный к условиям жизни в клетке). Полученные в нашей работе данные показывают, что корреляционные зависимости в проявлении некоторых особенностей поведения у мышей ЭКС и КоЭКС несколько различались (см. выше).

Показано также, что особенности поведения мышей, которые можно соотносить с измененным уровнем исследовательской активности (и направленного внимания), могут быть связаны с участием норадренергической системы мозга [Oades 1985; Berridge, Waterhouse 2003; Berridge 2008]. Непрямые влияния, которые могла оказать селекция мышей на способность к экстраполяции, могли затронуть и эту систему. Это, в свою очередь, может отрицательно сказываться на способности мышей адекватно решать элементарную логическую задачу без предварительного опыта и тем самым усложнять «паттерн» поведения в последующих поколениях селекции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены данные по поведению мышей первых поколений отбора на высокий уровень решения теста на экстраполяцию (с одновременным отбором против проявлений тревожности в этом тесте). Эти данные говорят об отсутствии ответа на отбор по когнитивному признаку и о наличии этого ответа — по признаку тревожности. Это, по всей видимости, свидетельствует о более сложном генетическом определении способности к экстраполяции по сравнению с поведением тревоги (наследование которого имеет, по-видимому, более простую основу). Решение теста на экстраполяцию — это проявление сложного поведения, наследуемость которого может быть связана и с участием большого числа генов, и с неаллельными взаимодействиями (эпистазом)¹⁷. Это означает, что результаты первых поколений селекции на способность к экстраполяции не могут быть свидетельством ни отсутствия, ни наличия ассоциации между проявлениями когнитивных способностей и склонности к тревожности. Однако они, несомненно, свидетельствуют о сложности таких взаимодействий. Из классической генетики поведения известно, что в случаях полигенного наследования признака, осложненного эпистатическими взаимодействиями, изменить уровень проявления признака можно только после большого числа поколений селекции. На данном этапе селекции четкость ответа на отбор по признаку «тревожность» в тесте на экстраполяцию находится в контрасте с неизменностью общего уровня способности к решению теста на экстраполяцию при специальном отборе особей с высокими показателями этого признака.

В то же время нельзя исключить, что при поведенческих реакциях, которые относят к категории «когнитивных», и реакциях, связанных с тревожностью, может существовать общая нейрохимическая основа — существует достаточно много экспериментальных свидетельств того, что в проявлении поведения обоих типов участвуют и глутаматергическая, и ГАМКергическая системы. Такие взаимодействия могут лежать в основе сложного ответа на селекцию на когнитивный признак в нашей популяции лабораторных мышей. В большинстве работ связь состояния тревожности и эффективности формирования пространственной памяти изучают преимущественно при сравнении обучения в лабиринте Морриса и при обучении условно-рефлекторной реакции

¹⁷ Неаллельные взаимодействия могут проявляться в том, что быстрый ответ на отбор по какому-то признаку может усиливать «негативные» физиологические сдвиги, которые препятствуют проявлению другого признака (в нашем случае — легкость отбора против тревожности — трудность селекции на способность к экстраполяции).

страха. Однако было показано, что мыши, селектированные на крайние значения последней, обнаруживают контрастное поведение и в тестах, где оценивается уровень тревожности в целом [Ponder et al. 2008]. Участие ГАМК- и глутаматергических систем в формировании поведения тревожности и в обеспечении обучения пространственным навыкам показана во множестве исследований. Было продемонстрировано, например, содружественное изменение и условно-рефлекторной реакции страха и пространственного обучения при выключении генов, кодирующих субъединицы 5 и 7 метаботропного глутаматного рецептора [Simonyi et al. 2010; Callaerts-Vegh et al. 2006].

В связи с этим можно предположить, что при искусственном отборе мышей, не проявляющих тревожности в тесте на экстраполяцию, экспериментаторы производят отбор животных, у которых может быть нарушен баланс ГАМК- и глутаматергической систем. Это, в свою очередь, может вызвать изменения в мозговом субстрате когнитивного поведения (которые могут быть и «негативными»). Разумеется, подобное предположение требует точных и достаточно сложных подтверждений в эксперименте. Однако связь ГАМКергической системы с реализацией состояния тревожности и с выполнением тестов на пространственную память продемонстрирована как в фармакологических экспериментах с блокаторами ГАМК-рецепторов [Möhler 2007; Partyka et al. 2007], так и на мышах-нокаутах с избирательным выключением соответствующих генов [Dixon et al. 2008]. Существует также целый ряд исследований, демонстрирующих вовлечение глутаматной системы как в реализацию реакций, связанных с тревожностью и страхом, так и с пространственным обучением [Zilles et al. 2000; Muhia et al. 2010]. Показано также, что экспериментальные вмешательства в функцию серотонинергической и холинергической систем также могут влиять и на тревожность, и на пространственное обучение животных [Buhot et al. 2003; Schaefer et al. 2009; Meloni et al. 2008; Ren et al. 2007].

Следует, однако, помнить, что приведенные примеры взаимосвязи и антагонизма проявлений тревожности и когнитивного поведения касаются исключительно пространственного обучения и памяти у мышей разных генотипов. Категория способности к решению элементарной логической задачи, к которой относится тест на экстраполяцию, в этом отношении практически не изучена. Если предположение о существовании «общей нейрохимической основы» этих форм поведения правильно, то может оказаться, что отбор по одному признаку (сниженная тревожность) будет препятствовать проявлению другого (решение теста на экстраполяцию). Использование ме-

тода селекции, описанного в настоящей статье, представляется одним из путей, который поможет ответить на вопрос, насколько возможно «разъединить» проявление столь важных для адаптации организма свойств поведения.

Работа поддержана РФФИ, гранты №№ 07-04-01287, 10-04-00891, 13-04-00747.

Раздел 4

Исследование рассудочной деятельности животных в природной среде обитания

ФОРМИРОВАНИЕ МЫШЛЕНИЯ ВОЛКА В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

*Я. К. Бадридзе**

Значение изучения рассудочной деятельности животных трудно переоценить как с научной, так и с этической точки зрения. Интерес к способности животных мыслить очень давний. В свое время Дарвин (1871) писал:

My object in this chapter is solely to show that there is no fundamental difference between man and the higher mammals in their mental faculties. Each division of the subject might have been extended into a separate essay, but must here be treated briefly. As no classification of the mental powers has been universally accepted, I shall arrange my remarks in the order most convenient for my purpose; and will select those facts which have most struck me, with the hope that they may produce some effect on the reader¹.

Это убеждение Дарвина, как нам представляется, стимулировало интерес к проблеме происхождения мышления человека и проведение ряда уникальных исследований способности животных к мышлению.

Необходимо отметить, что подавляющее большинство исследований первоначально проводили на приматах, из-за чего другие таксономические группы животных остались сравнительно малоизученными. Этот пробел в определенной мере был заполнен исследованиями Л. В. Крушинского и его учеников [Крушинский 1958; 1960б; 1968; 1977б; Крушинский и др. 1965; 1980б; 1981; 1985; Poletaeva et al. 1993; Зорина, Смирнова 2011]. В этих работах представлены результаты изучения указанного феномена на нескольких таксономических группах животных разного филогенетического уровня и убедительно показана высокая способность многих видов животных к «элементар-

* Тбилисский государственный университет имени Ильи, Тбилиси. Грузия.

¹ *Darwin Ch. The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray, 1871. 1st ed.*

ному» мышлению. Объектом опытов Л. В. Крушинского был также и волк, о способности к мышлению которого, кроме сказок, ничего не было известно. Волк интересен и его способностью адаптации к меняющимся условиям среды обитания. Именно эта способность дала ему возможность не только выжить в условиях многовекового преследования человеком, но и в большей мере, чем другим животным, сохранить свой ареал.

Одним из проявлений феномена мышления является способность животного к экстраполяции направления движения раздражителя, исчезающего из поля зрения. Эта способность, по формулировке Л. В. Крушинского [1977б], *дает ему возможность выносить функцию за пределы отрезка, на котором она известна*. Автор показал, что успех решения задачи на экстраполяцию при их многократном предъявлении в ряде случаев снижается в результате трудностей, вызванных резким возбуждением мозга. Естественно, возникает вопрос, каким же образом волки решают экстраполяционные задачи, многократно возникающие во время охоты, когда уровень эмоционального возбуждения у них и так довольно высок? Кроме этого, нет никакой информации о закономерностях формирования способности к мышлению в постнатальном онтогенезе. Весьма значительной представляется также проблема взаимосвязи рассудочной деятельности и обучения, важность которой в свое время отметил Л. В. Крушинский [1977б: 59]. Он писал: «Заслуга Торпа (Thorpe) состоит в том, что он выделил определенную группу поведения, формирующуюся в результате интеграции рассудка и обучения».

Исходя из сказанного, цель данного исследования — показать, с позиций учений Л. В. Крушинского и И. С. Бериташвили, этапы формирования мышления волка в процессе постнатального онтогенеза, а также исследовать роль образной памяти в решении задач, требующих мышления.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты и наблюдения проводили на 78 волках в возрасте до 5 мес., из которых у 39 животных поведение наблюдали вплоть до наступления полового созревания. Наблюдения проводили как в вольерах (площадь — 100 м²), так и в полевых условиях.

Первую группу (экспериментальная группа — ЭГр, всего 39 особей) содержали в вольере, где одновременно находилось до 6 животных. В вольере были установлены крупные непрозрачные предметы:

валуны разных размеров, деревянные ширмы (120 × 90 см), насыпи и завалы из бревен (рис. 1А). Все предметы были установлены так, чтобы звери могли свободно перемещаться среди них. Часть рациона волчат состояла из живых крыс и кроликов.

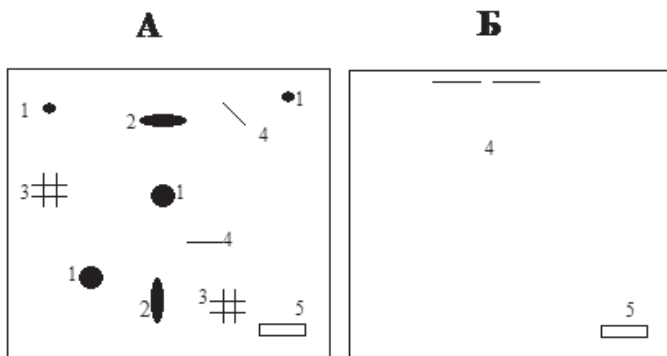


Рис. 1. Условия содержания экспериментальной (А) и контрольной (Б) групп.
1 — валуны; 2 — насыпи; 3 — завалы из бревен; 4 — ширмы; 5 — поилки

Вторую группу (контрольная группа — КГр, 39 особей) также содержали в вольере, где также одновременно находилось до 6 особей. В этой вольере отсутствовали крупные предметы, за исключением двух ширм (120 на 90 см), вплотную придвинутых к стене вольера с его той стороны, откуда в поле зрения животных никто никогда не появлялся. За эти ширмы не могли проникнуть ни волчата, ни крысы, ни кролики, которых скармливали этим хищникам так же, как животным из ЭГр (рис. 1Б).

В 7-мес. возрасте части животных обеих групп (ЭГр $n = 25$, КГр $n = 14$) один раз предъявляли тест на способность к экстраполяции по Крушинскому [1960]. Во всех случаях за 7 дней до тестирования эту установку собирали из ширм, ранее постоянно находившихся в вольере, где затем происходили опыты.

В дальнейшем многократные эксперименты на этой установке проводили на волках годовалого возраста. Эти эксперименты были необходимы для выявления динамики успешных решений задачи при ее многократных предъявлениях. В течение опытного дня каждому волку тест на экстраполяцию предъявляли 30 раз с интервалом в одну минуту. Во всех случаях вес приманки (мясо) составлял 50 граммов. При тестировании в вольере находился один зверь. Общее число предъявлений теста каждому волку составило 300. По окончании тестирования в вольере для животных КГр создавали такие же условия,

как и в вольере с волками ЭГр. Иными словами, среда их обитания обогащалась за счет установки крупных непрозрачных предметов. После этого проводили наблюдения за взаимодействиями животных между собой и с живым кормом.

Кроме экспериментов в вольерах, наблюдения за животными этих двух групп проводили и в полевых условиях. Целью этих наблюдений было выявление их способности к адаптации в новой среде обитания, а также их способности к охоте на диких животных. Животных ЭГр (22 волка) вывозили в полевые условия с возраста 4 месяцев, а 14 животных из КГр и 3 из ЭГр в более взрослом возрасте (им было не менее 2 лет).

Для того чтобы выяснить, способны ли волки прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель, были поставлены специальные эксперименты. В них участвовали 37 животных (24 волка из ЭГр и 13 из КГр в возрасте 7 мес.). С двумя животными (1 из ЭГр, 1 из КГр) данный эксперимент начали, когда они достигли возраста 1,5 года. Ни один из зверей, участвовавших в данном эксперименте, никогда не был приучен к содержанию на привязи. С 7-месячного возраста каждому подопытному волку к ошейнику пристегивали трос длиной в 3 метра, на противоположном конце которого был прикреплен металлический стержень с деревянным набалдашником (рис. 2А). Трос прикрепляли к ошейнику на 5 мин, при этом животные могли неограниченно перемещаться по вольеру, после чего трос снимали.

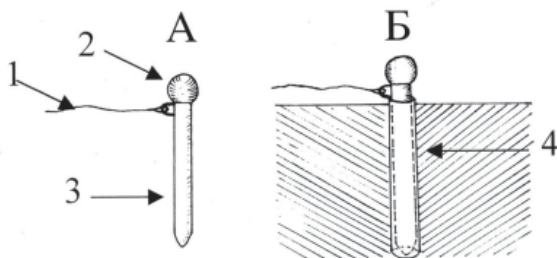


Рис. 2. Приспособление для ограничения свободы передвижения волка.

А — свободный стержень; Б — стержень, вставленный во вбитый в землю цилиндр.

1 — трос; 2 — деревянный набалдашник; 3 — стержень; 4 — вбитый в землю цилиндр

Через 15 дней, т. е. после полного привыкания волка к тросу, переходили к собственно процедуре эксперимента. К ошейнику волка прикрепляли трос, а металлический стержень теперь вставляли в металлический цилиндр, предварительно вбитый в землю (рис. 2Б),

чем и ограничивали возможность передвижения животного. После этого перед волком на недостижимом для него расстоянии (4 м) выкладывали полную порцию пищи и регистрировали его поведение. Эксперимент повторяли с интервалом в 3 дня, каждый раз предъявляя данный тест один раз в течение 60 мин. Если по истечении 60 мин волк не мог найти способа освободиться от привязи, пищу убирали, а животное освобождали. После полного привыкания к такой ситуации (после 15—20 предъявлений), т. е. когда волки, будучи на привязи, при предъявлении им пищи внешне переставали на нее реагировать, отворачивались и ложились, мы на виду у них доставали стержень из цилиндра, тем самым предоставляя животному свободу действий. Полторагодовых волков тестировали по одному разу каждый день в течение одного часа, не предоставляя свободы.

Как уже отмечалось, на двух животных подобные эксперименты начали проводить с полторагодовалого возраста. Принцип приучения животных к экспериментальной ситуации и сами эксперименты были такими же, как и с остальными животными.

Сходные наблюдения проводили и в природных условиях за дикими волками и их щенками, приученными к присутствию автора. Метод приучения изложен ранее [Бадридзе 2003]. Общее время наблюдений составило 1463 ч.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наблюдения за поведением волков в вольере. Наблюдения показали, что выращенные в неволе волчата так же, как и дикие, много времени уделяют играм (не менее 1,5 ч в сутки, в среднем около 3 ч), которые заключаются в возне, борьбе и преследовании друг друга. Преследования включали и конкурентные взаимодействия за пищу или предмет игры. Во время этих игр преследуемые волчата использовали всевозможные укрытия: стволы деревьев, завалы, валуны и т. п. Наблюдения за дикими волчатами показали, что в процессе такого преследования в раннем возрасте нападающие животные повторяли путь преследуемого волчонка, а позже (в возрасте около 5—6 мес.) начинали «срезать» путь преследования, что, как правило, приводило к поимке партнера. Во время такой игры в «догонялки» преследуемый и преследующий часто менялись ролями. Животные из ЭГр (так же, как и дикие волчата) до 5—6 мес. возраста во время преследования в основном повторяли путь убегающего. Та же картина наблюдалась и в случае предъявления им живых крыс и кроликов. Мы говорим

«в основном», так как иногда преследующие срезали путь преследуемого волчонка или жертвы, если последние зашли за непрозрачные предметы. С возрастом количество таких маневров увеличивалось и к 7-месячному возрасту достигало 80 % (рис. 3).

Как отмечалось выше, после окончания тестирования способности к экстраполяции у животных КГр в вольере, где они содержались, устанавливали крупные непрозрачные предметы и в течение 6 мес. наблюдали динамику числа случаев срезания пути преследования сверстников во время игры и погони за живым кормом. Наблюдения показали, что в течение всего этого времени процент случаев срезания пути преследования медленно нарастал, но так и не превысил 35 % (рис. 4).

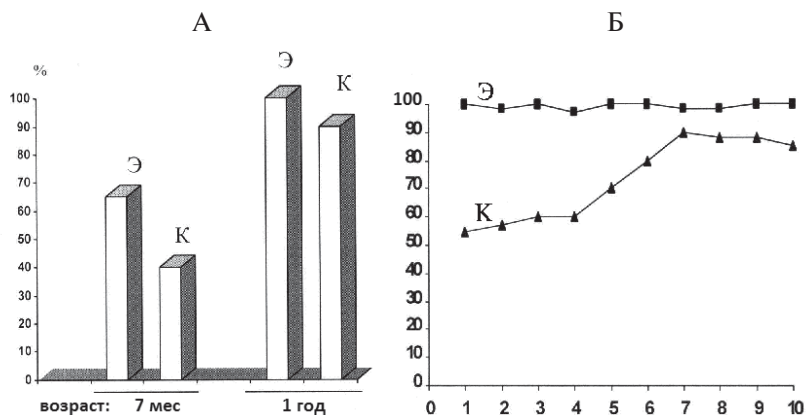


Рис. 3. Показатели решения волками задачи на экстраполяцию.

А — доля (в %) правильных решений задачи на экстраполяцию при однократном предъявлении семимесячным и годовалым волкам ЭГр и КГр. Б — Динамика успешности решения задачи. По оси ординат — доля правильных решений (в %) при многократном предъявлении теста. По оси абсцисс — дни опытов

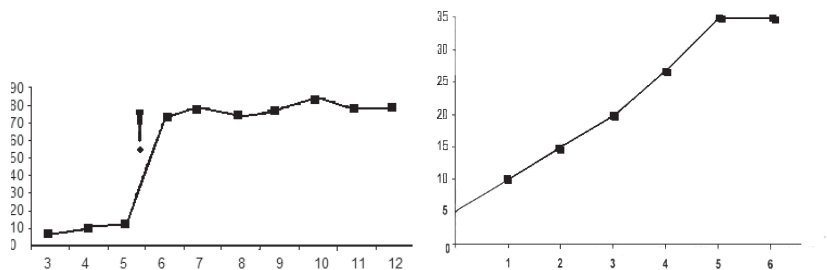


Рис. 4. Динамика доли случаев «срезания пути» (при преследовании сверстников или жертвы) волками двух групп.

А — ЭГр. По оси абсцисс — возраст в месяцах; по оси ординат — доля (в %) случаев «срезания пути». ! — период качественных изменений в поведении. Б — Гр1 — годовалые волки. По оси абсцисс — время (в месяцах) с момента обогащения среды обитания

Оценка способности к экстраполяции. В годовалом возрасте животных из обеих групп тестировали на способность к экстраполяции, предъявляя задачу многократно. Тестирование показало, что в ЭГр задачу на экстраполяцию при ее первом предъявлении решили 20 из 25 животных (80 %), а в КГр — 6 из 14 (т. е. 42,9 %).

Опыты с годовалыми животными ЭГр показали, что независимо от числа предъявлений теста все животные решали его успешно. В КГр задачу на экстраполяцию при ее первом предъявлении успешно решили 12 животных из 14 (т. е. 85,7 %), а при многократных предъявлениях теста успешность решения несколько снизилась, хотя по-прежнему достоверно превышала 50 %-ный уровень, характерный для случайных обходов. Она стала снова повышаться после четвертого дня эксперимента, т. е. после 120-го предъявления задачи. У 11 животных из 14 (78,5 %) к 180-му предъявлению успешность решения задач достигла 90 %.

Четверо волков после 11-го предъявления вообще отказались от решения. При попытке предъявления им задачи на экстраполяцию они начинали беспокоиться и рычать. При начале движения приманки они стали издавать специфический фыркающий лай тревоги. У всех четырех животных сама экспериментальная ситуация вызывала сильное эмоциональное напряжение.

Динамика успешного решения многократно предъявляемого теста на экстраполяцию показана на рис. 5. При анализе материала не учтены данные по тем животным, которые отказались от многократного решения задач.

Изучение способности прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель. Эти эксперименты показали, что в течение первых 15 дней опытов все волки полностью привыкли к ношению троса на ошейнике и не реагировали на него. При первых 15—20 тестированиях животные бурно реагировали как на ограничение свободы, так и на невозможность добраться до пищи. Все волки пытались освободиться, пятась назад, стараясь сбросить ошейник, и время от времени грызли трос. Через 15—20 тестирований все волки после предъявления им пищи в течение 1—1,5 мин отворачивались от нее, ложились и внешне успокаивались. Во всех случаях, когда после этого на виду у волка освобождали трос, вынимая стержень из цилиндра, все они сразу же вскакивали и подбегали к пище.

Такие же эксперименты с полугодовалыми волками показали, что во время предъявления теста они вновь начинают волноваться — у них повышалась общая активность, они скулили, иногда и рычали, а также пытались перекусить трос. Повышенная активность не

спадала в течение всего времени тестирования. Во время четвертого тестирования, спустя 15 мин после его начала волк № 6 («Малыш»), охваченный волнением, с рычанием подбежал к стержню, державшему трос, схватил его за набалдашник и извлек из цилиндра, после чего моментально выпустил его и бросился к пище. Во время седьмого тестирования тот же волк смог освободиться в течение первых 20 с, причем без заметного волнения, и бросился к пище. Все остальные волки эту задачу смогли решить подобным образом при 7—12-м тестировании.

У двух волков, с которыми этот эксперимент проводили в полугодовалом возрасте, способность к решению данной задачи развивалась по-разному, несмотря на то, что ход адаптации к условиям эксперимента был у всех практически одинаковым. Волк из ЭГр, который в этом возрасте успешно решал задачу на экстраполяцию при многократных предъявлениях, начал решать задачу данного эксперимента только после 22-го предъявления. Вместе с тем, уровень нервного напряжения у него был такой же, как и у других членов ЭГр. Волк КГр, у которого уровень нервного напряжения был несравненно выше, начал решать данную задачу только после 85-го предъявления теста.

Необходимо отметить, что полевые исследования, проведенные на обеих группах волков, показали, что у всех животных КГр и у упомянутых трех волков ЭГр процесс адаптации к полевым условиям протекал почти в 2 раза дольше, чем у животных ЭГр. Самым важным нам представляется то, что у всех животных КГр доля случаев успешной охоты никогда не превышала 10 %, т. к. они постоянно повторяли путь преследуемой ими потенциальной жертвы и были неспособны согласовывать свои действия. Это продолжалось в течение всех 5 мес. наблюдений. В то же время у всех волков ЭГр, включая трех упомянутых, с первых же дней охота на диких животных была успешной в 50 % случаев. Следует отметить, что в течение последующих 6 мес. доля удачных охот у этих волков снизилась из-за увеличения дистанции бегства потенциальной жертвы. Надо отметить также, что в данном районе за многие годы популяция волков была полностью истреблена, и дикие копытные убегали от наших волков с расстояния всего около 15 м, а в дальнейшем — около 40—50 м, т. е. у животных обеих групп условия для охоты были одинаковыми.

Как видно из полученных нами результатов, у диких волчат и волчат ЭГр способность обхода непрозрачных предметов в процессе преследования партнера или жертвы развивается принципиально одинаково. Мы считаем, что нарастание количества подобных «об-

ходов непрозрачных предметов» в значительной степени определяется положительным подкреплением, т. е. поимкой партнера по игре или жертвы. Все это, по нашему мнению, говорит о том, что у волчат 7-мес. возраста (ЭГр) способность обходить непрозрачные предметы, срезая путь преследования партнера или жертвы, т. е. способность к экстраполяции направления движения развивается за счет приобретения опыта — обучения. Волчата того же возраста из КГр были не способны решать подобные задачи на экстраполяцию.

В то же время годовалые животные ЭГр одинаково успешно решают задачу на экстраполяцию как при первом, так и при многократном предъявлении. Волки же КГр, хотя и справились успешно с задачей на экстраполяцию при первом ее предъявлении, несравненно хуже решают ее в дальнейшем — при многократных предъявлениях. Л. В. Крушинский объяснял подобные факты «трудностями, которые возникают в процессе решения задачи, при обучении этого не происходит» [1977б: 53]. Далее подчеркивается, что эти «трудности» вызывают резкое возбуждение мозга, что и является причиной снижения успешности решения задачи.

Как отмечалось выше, у 7-мес. волков ЭГр способность срезать путь при преследовании партнера или жертвы развивается за счет накопления опыта, т. е. за счет обучения. Вместе с тем, волчата того же возраста успешно решали задачу на экстраполяцию по методике Крушинского. Это обстоятельство вызывает следующие вопросы:

- Каким образом волки используют опыт обхода непрозрачных предметов (полученный при взаимодействии со сверстниками или жертвой) для решения задачи на экстраполяцию?
- По какой причине эти 7-мес. волки успешно решают задачу на экстраполяцию, если у животных КГр эта способность обнаруживается только в годовалом возрасте (учитывая результаты, полученные на RUh)?

Для того чтобы ответить на поставленные вопросы, обратимся к рис. 4, где показана частота эпизодов срезания пути при преследовании сверстника или жертвы. Из рисунка видно, что у 3—5 мес. волков число адекватных обходов непрозрачных предметов при преследовании сверстника или жертвы нарастает очень медленно. В то же время с возраста 5 месяцев число подобных обходов нарастает «взрывообразно» и к 6-мес. возрасту достигает 75 %. Исходя из этих данных, мы склонны считать, что у волчат в возрасте от 3 до 5 мес. происходит медленное накопление опыта адекватного обхода непрозрачных предметов во время преследования сверстников или жертвы. Такие попытки подкрепляются, когда обход заканчивается удачей — поим-

кой партнера или жертвы. Иными словами, животное получает положительное подкрепление. Мы считаем, что количество адекватных обходов у волчат 5-мес. возраста резко возрастает не только благодаря обучению, но также и потому, что в этот период, по всей видимости, происходят качественные изменения общего уровня высшей нервной деятельности этих животных за счет созревания мозга. В результате, у волков в возрасте от 5 до 7 месяцев формируется способность переноса ранее приобретенного опыта в новую, но логически схожую ситуацию.

Животные уже способны находить логические связи между элементами данной задачи и элементами задач, решенных в прошлом. Эта способность, видимо, и является качественно новой формой высшей нервной деятельности, развивающейся на данном этапе постнатального онтогенеза. Именно она и обеспечивает решение экстраполяционных задач 7-месячными волками из ЭГр. Исходя из этого, можно было бы допустить, что описанная способность является первым этапом в развитии способности волка к рассудочной деятельности, а второй же этап развития данной способности формируется к годовалому возрасту (пример животных контрольной группы). Именно в этом возрасте у волков как бы появляется способность к решению рассудочных задач без всякого предварительного опыта. Мы считаем, что волки способны решать задачи, требующие мышления, в том случае, когда информация хотя бы о нескольких элементах этой задачи дает возможности логического сопоставления с элементами существующего опыта.

Именно с этой позиции постараемся разобраться, почему между волками ЭГр и КГр существует разница в успешности решения задачи на экстраполяцию при ее многократных предъявлениях.

В свое время П. К. Анохин писал, что *«важная сторона поведения животных и человека — механизмы реализации накопления опыта в свободном поведении, пластическое комбинирование “фрагментов памяти” и построение на этой основе новых форм поведения»* [1962: 10]. Говоря об использовании ранее приобретенного опыта в решении новой задачи, требующей элементарного мышления, мы подразумеваем пластическое комбинирование фрагментов образной памяти, в изучение которой огромный вклад внес патриарх грузинской физиологической школы И. С. Бериташвили [1968; Беритов 1969]. Однако встает вопрос, на каком уровне деятельности мозга происходит оперирование следами такой памяти?

Анализируя полученные нами результаты, мы пришли к заключению, что волки КГр могут приобрести «пассивные знания» о неис-

чежаемости предметов, попадающих за непрозрачные преграды. Подобные «знания» могут возникать за счет наблюдения за движением сверстника, когда тот заходит за другую особь. Аналогичные «знания» могут формироваться в неконтролируемом числе случаев. Мы имеем в виду именно «пассивное» знание, поскольку, в соответствии с построением наших экспериментов, у волков КГр не может формироваться двигательный навык, основанный на взаимодействии с движущимися и «исчезающими» из поля зрения объектами. В то же время у волков ЭГр подобный навык формируется и закрепляется в течение длительного времени в постнатальном онтогенезе в ходе игр-преследований и охоты за живой добычей.

Для дальнейшего обсуждения нашего материала целесообразным представляется обратиться к существующим в литературе данным. На основе своих экспериментов И. С. Бериташвили [1968] показал, что индивидуально приобретенное поведение регулируется, в основном, путем воспроизведения образов жизненно важных объектов, т. е. определенного феномена, который он назвал «образной психонервной деятельностью» (в отличие от специфической психонервной деятельности человека — сознательной²). При обсуждении нашего материала, кроме понятия *образной психонервной деятельности* как аналогии сознательной деятельности человека, будем использовать понятие *процессы, не выходящие на уровень образной психонервной деятельности* как аналогию подсознательного.

На основе полученных нами данных мы считаем возможным утверждать, что волки ЭГр, у которых навык адекватного обхода непрозрачных предметов при преследовании сверстников или жертвы формировался и закреплялся в течение определенного этапа онтогенеза, способны решать задачу на экстраполяцию при многократных предъявлениях на основе прочно усвоенного предварительного опыта. Решение этой задачи на основании использования такого опыта не связано с активацией процессов, происходящих на уровне образной психонервной деятельности. Мы склонны считать, что именно подобный механизм решения задачи на экстраполяцию может обеспечить сохранение нормального уровня «нервного напряжения», о котором писал Крушинский. Можно полагать, что волки КГр, не имеющие активного и прочного навыка взаимодействия с «исчезающими» из поля зрения движущимися предметами, способны решить

² Касаясь феномена сознания, П. В. Симонов [1985] пишет, что в процессе длительной эволюции подсознание возникло как средство защиты сознания от стрессирующих перегрузок, иллюстрируя это подсознательной реализацией двигательных навыков у пианистов, спортсменов и т. д.

задачу на экстраполяцию только на основе активного оперирования ранее приобретенной информацией. Это активное оперирование, по-видимому, и вызывает процессы, которые происходят на уровне образной психонервной деятельности, а этому может сопутствовать высокий уровень нервного напряжения, вызывающий срывы при многократном предъявлении задачи на экстраполяцию (что и было обнаружено у волков КГр).

Независимо от того, на каком уровне нервной деятельности животные обеих групп решают задачу на экстраполяцию, это, в свою очередь, достигается за счет адаптивной реорганизации имеющихся у каждого индивида «знаний». В свою очередь, это обеспечивает высокую вероятность нахождения «логических» связей между элементами новой задачи и элементами задач, решенными в прошлом³.

Как мы отмечали, животные из КГр в возрасте 1 года, когда им были созданы «обогащенные» условия среды в вольере, оказались, тем не менее, неспособными научиться срезать путь преследования партнера или жертвы. Доля успешного использования такого маневра нарастала медленно, но так и не превысила 35 % (Рис. 4Б). Можно полагать, что *пластическое комбинирование «фрагментов памяти», которое происходит за счет нахождения логических связей между имеющимся опытом и конкретной ситуацией, и построение на этой основе новых форм поведения (способность к которому у волков возникает и развивается в возрасте от 5 до 6 месяцев)*, требует постоянной тренировки. Если тренировки не происходит, проявление подобной способности может с возрастом происходить с трудностями. Возможно, что в такой ситуации животные стараются не прибегать к решению задачи, требующему высокого нервного напряжения, и предпочитают остаться голодными. В этом случае животное делает выбор между потребностью в пище и потребностью сохранить нормальный уровень нервного напряжения, т. е. «*психологический комфорт*» (см. [Овсянников, Бадридзе 1987]).

При обсуждении наших данных о способности волков прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель, стоит напомнить следующее: когда в поле зрения лежащего волка экспериментатор освобождал трос, вынимая стержень из вбитого в землю цилиндра, волк немедленно вскакивал и подбегал к пище. На наш взгляд, это говорит о том, что в течение первых 15—20 дней тестирования у волка сформировалось определенное знание, которое заключалось в том, что «при вынужденном из цилиндра стержне свободное пере-

³ К. Г. Прибрам [1982] показал наличие специализаций корковых областей большого мозга, как в выборе альтернатив, так и в установлении знакомого контекста, в рамках которого информация может быть обработана.

движение возможно». Вместе с тем, до полуторагодового возраста у волка должно накапливаться зрительно полученное знание о самом процессе «освобождения». Доставая стержень из цилиндра, волк, вероятно, использует именно это знание. Мы склонны считать, что подобные действия волки совершают за счет развитой на данном этапе онтогенеза *способности к прогнозированию результата своего воздействия на внешний раздражитель*. Сама эта способность в данном случае реализуется, по-видимому, за счет «знания» — «свободный стержень — это свобода передвижения», а также за счет визуально полученного знания о процессе, дающем эту свободу. Мы считаем, что только способность животных оперировать образами предшествующего опыта дает им возможность прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель, а сама способность к такому прогнозированию, видимо, является наиболее сложной формой высшей нервной деятельности, развившейся на данном этапе онтогенеза.

Эту мысль подтверждают данные, полученные нами [Бадридзе 1987; 1997; 2010] при изучении развития навыков групповой охоты волков. Мы обнаружили, что животные в возрасте 1,5–2 лет после пусть даже случайно приобретенного опыта (который не зависит от действий самих волков) способны загонять жертву в места, где с ней легко справиться, формируя тем самым традицию использования нового приема охоты. Тот же феномен мы наблюдали у волков, реинтродуцированных нами в природу [Бадридзе 2003].

Анализируя описанные результаты, считаем необходимым напомнить высказывание Л. В. Крушинского о том, что *«способность к элементарному мышлению не только дает возможность животному адекватно реагировать на статическое соотношение раздражителей, но и выполнять определенные элементарные “прогнозирующие” реакции в процессе изменения данного соотношения»* [Крушинский и др. 1965: 58]. Учитывая полученные данные, мы считаем возможным сделать следующее заключение: *«думающие» животные и, в частности, волк (как вид) при наличии определенного опыта могут не только выполнять элементарные «прогнозирующие» реакции при изменении соотношения раздражителей, но и прогнозировать результат целенаправленного изменения ими самими этого соотношения*. Это заключение может в определенной степени быть ответом на давний вопрос: умышленно ли пользуются волки конкретным приемом загона жертвы (олени) [Frijlink 1977].

Целесообразно напомнить, что у полуторагодовалых волков, которые до этого возраста были полностью адаптированы к экспе-

риментальной ситуации, в процессе тестирования вновь возникало эмоциональное напряжение. Судя по всему, эмоциональное напряжение возникает именно в тот период, когда у животного начинает формироваться способность к прогнозированию результата целенаправленного изменения соотношения внешних раздражителей. Непосредственной же причиной возникшего нервного напряжения в данной ситуации, как нам представляется, является конфликт между способностью улавливать логическую связь явлений и неумением на данный момент принять решение для изменения соотношения раздражителей.

Мы показали, что двухгодовалые волки КГр неспособны полноценно охотиться на диких животных. Причиной этого, видимо, является их неспособность решать экстраполяционные задачи, которые многократно возникают при охоте, поскольку у них нет предварительного опыта взаимодействия с движущимися объектами, которые «не исчезают», хотя и скрылись из поля зрения. Предположительные причины этого мы уже обсуждали.

Судя по всему, у животных, обитающих в естественных условиях, способность к экстраполяции направления движения (как одно из проявлений мышления) развивается по тем же принципам, что и у животных ЭГр. Однако опыт, который животное приобретает в естественных условиях, может быть многообразнее. Способность животного использовать такой опыт при решении логических задач, которые ему встречаются в природных условиях обитания, несравненно повышает успешность их решения.

Оценивая наши данные с той позиции, что *«рассудочная деятельность не может мыслиться без “психонервных процессов”, без наличия образов внешнего мира»* [Бериташвили 1968: 220], мы пришли к следующему заключению. В процессе постнатального онтогенеза способность животного к мышлению развивается в два этапа.

На первом этапе (у волков это возраст около 7 месяцев) они решают задачи, требующие мышления, за счет сформированной способности использовать предшествующий опыт в новой, логически схожей ситуации, т. е. в данном возрасте проявляется способность «поиска» логических связей между элементами новой задачи и задач, решенных в прошлом. ***На втором этапе*** — в возрасте 1,5—2 лет у волков проявляется способность прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель. Способность, развившаяся на данном этапе, является, видимо, наиболее сложной формой деятельности мозга, формирование которой происходит на основе первого этапа. На втором этапе живот-

ное уже способно воздействовать на элементы внешней среды, изменяя их соотношение в свою пользу.

Итак, уровень мозговой деятельности, на котором происходит реорганизация и оценка элементов предшествующего опыта и сопоставление с элементами новой задачи, определяет успешность многократного решения задач, требующих мышления. При «пассивных» знаниях подобная реорганизация и оценка вызывают процессы, выходящие на уровень образной психонервной деятельности, что, в свою очередь, должно вызывать повышение нервного напряжения, определяющего срывы при многократном решении задач, требующих мышления. В тех случаях, когда происходит оперирование знаниями, сформированными и закрепленными в течение длительного времени, не должно происходить развитие процессов, выходящих на уровень образной психонервной деятельности. Именно это должно обеспечить сохранение нормального уровня нервного напряжения, что, в свою очередь, определяет стабильность успешности многократного решения подобных задач.

Как нам представляется, интересные аналогии возникают с нижеприведенным высказыванием Поля Фресса, касающимся способности ориентировки человека по отношению к прошлому и будущему. Он пишет, что у человека с первых дней жизни развитие этой способности происходит в три стадии:

на первой стадии это способность мысленно представлять изменения, на второй — это способность их организовывать, с тем, чтобы как можно точнее воспроизвести пережитую или воображаемую картину этих изменений (курсив мой. — Я. Б.), и, наконец, на третьей — устанавливать связь между этими изменениями, то есть определять место одних изменений в системе других, что и позволяет датировать события [Фресс, Пиаже 1978: 130].

Обратите внимание, первая и вторая стадии, отмеченные Фрессом, полностью аналогичны (аналогия ли только?) показанным нами стадиям развития мышления у волка. Таким образом, независимо от того, могут или нет животные «датировать события» (это предмет отдельного обсуждения), они способны «представлять изменения» и в дальнейшем «их организовывать». Но что такое «представлять» события? Это не что иное, как воображать, т.е. видеть что-либо мысленно (создавать образ), а в дальнейшем «их организовывать» в соответствии с «увиденным». Независимо от стадий развития уровня мозговой деятельности, в процессе мышления решение задач, т. е.

построение новой формы поведения, достигается исключительно за счет адаптивной реорганизации хранимых в памяти образов. Это *обеспечивает высокую вероятность нахождения «логических» связей между элементами новой задачи и элементами задач, решенных в прошлом, и построение на этой основе образа новой формы поведения и, в дальнейшем и на этой основе, ее практической реализации.*

Исходя из сказанного, с уверенностью можно заключить, что процесс мышления на основе реорганизации образов **прошлого**, их сопоставления с элементами новой задачи и нахождения логических связей между ними обеспечивает формирование новых адаптивных форм поведения. Последнее, как нам представляется, невозможно без *возникновения образа результата изменения соотношения раздражителей в будущем*, а на этой основе и результата действия, что и есть способность «предсказывать», т. е. прогнозировать, т. е. предвидеть. Это «опережающее отражение будущего; вид познавательной деятельности, направленный на определение тенденций динамики конкретного объекта или события на основе анализа его состояния в прошлом и будущем» (Глоссарий.ru). Таким образом, можно предположить, что мышление осуществляется за счет нескольких последовательных процессов. Эту последовательность можно выразить следующим образом:

Задача → Определение элементов задачи [т. е. входной сигнал должен быть диссоциирован (dismembered — [Lashley 1942] — см.: [Прибрам 1982])] → **Реорганизация образной памяти** → Нахождение знакомого контекста → **Реорганизация образов действий (опыта — знаний) в данном контексте** → **Реорганизация образов результатов действия (опыта — знаний) в данном контексте (все это прошлое)** → **Построение образа новой формы поведения** → **Построение образа результата новой формы поведения (все это будущее)** → Новая форма поведения.

Исходя из сказанного, прогнозирование результата своего действия — это многоэтапный процесс мышления, создающий представление (образ) о возможном результате в будущем. В процессе построения такой комбинации требуется определить не только элементы задачи и динамику их соотношения, но и сопоставить их с хранящимися в памяти образами прошлого. Они могут включать в себя как образы ранее решенных задач или каких-то явлений, так и образы действий и их результатов, т. е. имеющийся **опыт** («знание»). На этой основе можно **мысленно** выстроить такую последовательность действий, результат которых (и результат каждого действия) —

можно спрогнозировать. Таким образом, выстраивается цепочка последовательных этапов, логически связанных как с представлением образов прошлого, так и будущего.

Как нам представляется, наши данные по формированию охотничьих приемов волка иллюстрируют использование животными образов прошлого и будущего [Бадридзе 1987; 2003; 2010]. Во время охоты группы ручных волков (6 особей) косуля случайно попала в густой кустарник, в котором волки без труда ее добыли. При следующих охотах волки начали целенаправленно загонять жертву в кустарник. Таким образом, при случайно приобретенном опыте, который не зависел от действий самих волков, животные оказались способными целенаправленно применять этот опыт, прогнозируя результат. Кроме этого, мы располагаем результатами многократных наблюдений за охотой семьи диких волков, приученных к присутствию автора. Волки-загонщики гонят потенциальную жертву на засаду. Естественно, что не только волки, выгоняющие потенциальную жертву на засаду, но и волки, находящиеся в засаде, предвидят конечный результат. Ясно, что приведенные способы охоты происходят в разных ситуациях, из-за чего конкретные действия волков должны быть разными, т. е. соответствовать конкретным условиям. В свое время Н. Н. Ладыгина-Котс [1963] отметила, что интеллектуальное решение задачи происходит на основе использования ранее приобретенного опыта, «не стабильного, а пластичного навыка», а это дает возможность перестроить поведение в соответствии с ситуацией. Таким образом, в каждом конкретном случае волкам приходится прогнозировать соответствующие данным условиям действия и их результат. А все это может происходить за счет реорганизации образов прошлого, нахождения логических связей между элементами прошлого опыта, анализа конкретной задачи, формирования образов будущих действий и результата действий. Становится очевидным, что процесс мышления волка неразрывно связан с оперированием образами прошлого и будущего.

Резюмируя приведенный выше материал, можно сделать следующие выводы:

1. У волков в возрасте от 5 до 7 месяцев формируется способность нахождения логических связей между элементами новой задачи и задач, решенных в прошлом. На основе этой способности они могут прогнозировать результат изменения соотношения раздражителей, т. е. решать задачу на экстраполяцию.
2. Успешность решения задачи на экстраполяцию при ее многократном предъявлении зависит от «уровня» процесса мозго-

вой активности, т. е. от процессов на уровне образной психонервной деятельности или от процессов, не выходящих на этот уровень.

3. В возрасте 1,5—2 лет волки способны прогнозировать результат целенаправленного изменения ими соотношения раздражителей.
4. Процесс мышления волка неразрывно связан с возникновением и оперированием образами прошлого и будущего.

РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ МЕДВЕДЕЙ. НАУЧНАЯ ПРОГРАММА Л. В. КРУШИНСКОГО

В. С. Пажетнов

В далеком теперь 1972 году Леонид Викторович Крушинский предложил мне разработать проект по изучению формирования поведения у бурого медведя. Я сознавал, что для такой работы моя подготовка была невысокой. Профессор тоже выяснил это из наших бесед и посоветовал послушать лекции, которые он читал студентам на кафедре физиологии человека и животных в МГУ им. М. В. Ломоносова — и мне посчастливилось бывать на них. Глубже понять их содержание я смог также штудирова замечательные, удивительно подробные конспекты этих лекций, написанные четким почерком Людмилы Николаевны Молодкиной, проработавшей с Леонидом Викторовичем много лет. Особенно интересным событием, к которому я относился с большим трепетом, было присутствие на экспериментах по поведению животных, которые проводили сотрудники Лаборатории, и участие в них. Многие из этих сотрудников в последующем стали очень близкими для меня, для нашей семьи друзьями. К 1974 году подготовка к работе по будущему проекту была в основном завершена.

В марте того же года мне удалось получить первых медвежат-сирот — я их взял непосредственно из берлоги после того, как ее покинула медведица, обеспокоенная присутствием человека (наблюдателя). У нас образовалась своеобразная «семья», в которой я выступал как суррогатная «медведица-мать». В основе образования такой семьи лежит механизм запечатления (импринтинг), в результате которого у детенышей формируется реакция следования. В данном случае они следовали за мной. Важно отметить, что я не имел с детенышами никаких тактильных контактов, не «навязывал» им какого-либо обучения. В дальнейшем при работе с медвежатами мы не разговаривали в их присутствии, объяснялись только жестами, наших голосов они не слышали.

Этот первый эксперимент продолжался до июня 1976 года. Я ухаживал с медвежатами в лес на многодневные «экскурсии». Наша «семья» подолгу находилась в этой естественной среде¹. Проведенная работа позволила собрать значительный материал по формированию поведения у медвежат в возрасте от трех (выход из берлоги) до 30 месяцев и явилась в дальнейшем основой разработанной впоследствии методики реабилитации медвежат-сирот, а также медвежат, рождающихся в неволе (зоопарке)².

Прошли годы. Через ставшую уже обычной процедуру прошли многие десятки медвежат-сирот, полученных на реабилитацию в возрасте от одного дня (!) до трех месяцев после рождения, а в отдельных случаях — и в возрасте 4—5 месяцев. При этом сам Проект по изучению формирования поведения у бурого медведя, разработанный в 1972—1974 гг. под руководством Л. В. Крушинского, остался в своей основе неизменным!

В этом проявилось особое дарование ученого — он смог определить направление научного исследования проблемы, которое не утратило актуальности во времени.

В память об Учителе, в этом очерке мне хотелось бы изложить некоторые наши наблюдения за формированием отдельных фрагментов поведения у медвежат-сирот по мере их взросления.

Ранний постнатальный период. Детеныши бурого медведя появляются на свет в последних числах января. Ранний период развития — это возраст медвежат от рождения до трех месяцев. Его можно подразделить на два этапа — 1) до формирования «позы стояния» (возраст около 60 дней) и 2) после ее формирования (возраст 60—90 дней).

Этап до формирования позы стояния. Детеныш передвигается, не отрывая брюшка от пола, т. е. ползает, при этом, помещенный на наклонную плоскость, он стремится перемещаться вверх. Движения конечностей медленные, «спастические» — медвежонок медленно отталкивается лапами (передними и задними) от «пола» поочередно с левой и правой стороны. В формировании пищедобывательного поведения пусковым механизмом является ярко выраженный от рождения сосательный рефлекс. Поисковое пищевое поведение медвежонка заключается в разыскивании выступающего на теле матери теплого, свободного от шерсти соска. Несомненно, в проявлении такой ориентации имеет существенное значение термотаксис.

¹ Подробнее см.: Пажетнов В. С. Мои друзья медведи. М.: Знак, 2006; URSS, 2012.

² В ближайшее время выходит в свет новое методическое пособие по воспитанию родившихся в неволе детенышей медведей разных видов для последующего выпуска их в естественные условия обитания.

Ориентация при поиске пищи основана и на тактильной стимуляции передней половины тела — при раздражении морды животного справа или слева эта поисковая активность усиливается. В первую неделю жизни способность реагировать на вкус пищи, которую мы могли предложить медвежонку (молоко козье, коровье, молочные смеси, чистая вода) практически не выражена. Наблюдается «дрожание» головы при поднимании ее кверху.

Если детеныши поступают к нам в возрасте 10—12 дней, они сначала упорно отказываются от предлагаемого молока или молочной смеси и начинают активно поедать пищу только на 1—3 день после поступления. Мы полагаем, что в этом возрасте у них уже есть способность различать вкус пищи. Ставшее «привычным» молоко медведицы-матери имеет определенный вкус, что и вызывает сначала отказ детеныша от другого молока. Такой медвежонок начинает кормиться только испытывая сильный голод. Как удалось обнаружить, имеет значение и конфигурация соски — замена одной соски на другую, лишь незначительно отличающуюся по форме, вызывает у медвежонка выраженное беспокойство, а в некоторых случаях может вызвать и отказ от еды. Такое постепенное «привыкание» (возможно, через механизм запечатления) к соске определенной формы можно наблюдать у медвежат в возрасте до двух месяцев. «Дрожание головы» постепенно исчезает. Двигаются они по-прежнему ползком.

В специальных экспериментах было обнаружено, что в возрасте 15—17 дней у детенышей обнаруживается способность реагировать на запах. Реакция на новый запах (например, другого, незнакомого медвежонка) выражается в заметном возбуждении и избегании зоны «чужого» запаха.

В возрасте 15—30 дней заметно возрастает скорость движения конечностей при перемещении (период задержки при начале движения сокращается). Появляются также первые элементы поведения «борьбы за сосок». В специальном эксперименте «борьба за сосок» выражалась в следующем. При сближении двух детенышей в момент кормления (из бутылочек с сосками) они заметно возбуждались, и один из них начинал «отжимать» конкурента. В возрасте старше 40 дней можно наблюдать последовательность действий по схеме: возбуждение — отжимание конкурента — повышение возбудимости — отказ от соски — атака конкурента (активное толкание головой).

Глаза у медвежат открываются в возрасте 26—32 дней, однако до возраста 45—55 дней их зрение еще несовершенно, и в его «использовании» наблюдается большой индивидуальный разброс. Медвежата в этом возрасте практически не реагируют на движение в поле их

зрения темного объекта на светлом фоне — например, человека (скорость примерно 0,5 м/сек.) — реакции у них не вызывает.

Этап — появление позы стояния. В возрасте 55—65 дней медвежонок впервые поднимается на ножки, отрывает брюшко от пола. В продолжение 4—6 дней его «шаги» проявляются в поочередном поднимании, например, правой передней конечности, задержки ее в течение около 1 сек. в приподнятом состоянии, затем он ставит ее на пол, подтягивает правую заднюю конечность, а затем то же самое проделывает с лапами левой стороны. Иногда медвежонок может потерять равновесие и упасть на бок. В этом возрасте у медвежат можно наблюдать появление первичных элементов игрового поведения: ориентацию на партнера и движение в его сторону с открытой пастью.

К возрасту 70—75 дней моторика конечностей совершенствуется, быстро развивается игровое поведение. Медвежата активно реагируют на демонстрируемые им предметы. К возрасту 80—85 дней зрение становится основным, ведущим анализатором в ориентации детеныша. В центрально-европейской части России семья медведей покидает берлогу, когда возраст медвежат-сеголетков составляет 85—95 дней.

Детский период (возраст от 3 до 5 мес.) начинается с момента выхода семьи медведей из берлоги. Медведица (по нашим наблюдениям) выходит из берлоги днем, в ясную погоду, когда в лесу еще лежит снег. Как уже упоминалось выше, у медвежат быстро формируется реакция следования. Смена темной берлоги на дневной свет и перемещающаяся на виду у медвежат медведица (крупный, темный объект на светлом фоне) очень сильно возбуждают детенышей. Это оказывается фактором, облегчающим формирование реакции следования через механизм запечатления (импринтинг). В свою очередь у медведицы, которая видит движущихся у нее на виду медвежат, проявляется феномен материнского поведения, направленного на защиту детенышей. Известно, что в период, когда детеныши еще находятся в берлоге, медведица-мать, потревоженная человеком, не защищает их, уходит от берлоги и обратно не возвращается. Принимая это во внимание, уместно предположить, что после выхода медведицы из темной берлоги на освещенный снег (резкая смена освещенности) у нее повышается возбудимость. Можно предположить, что перемещающиеся на виду у медведицы темные объекты — медвежата — «открывают» механизм импринтинга медведицей своей матери в детском возрасте (феномен раннего опыта), и у нее формируется связь с медвежатами через их запечатление. Запечатление — врожденная или инстинктивная форма поведения. Во время пребывания в берлоге у медведицы-матери формируется устойчивая связь с детенышами, ко-

торая основана на тактильных, обонятельных, слуховых и вкусовых (вылизывание) стимулах, поступающих от детенышей. В момент выхода семьи из берлоги у медведицы формируется дополнительная связь с детенышами через фиксирование их зрением — анализатором, который является определяющим в формировании внутрисемейной связи «детеныши-мать». Возможно, что «знакомый» запах медвежат, или «семейный запах», облегчает процесс запечатления медвежат медведицей. Описаны случаи, когда медведица-мать, находясь в берлоге с медвежатами-сеголетками, принимала и «усыновляла» подсаженного ей медвежонка-сироту ([Alt et al. 1984]; В. Г. Юдин, устное сообщение, 2009). Однако в следующий период времени, после выхода семьи медведей из берлоги, медведица убивает подсаживаемых к ней медвежат [Alt et al. 1984].

В детском периоде оборонительное поведение медвежат развито слабо. Это выражается в том, что при восприятии «опасного» раздражителя они резко возбуждаются, но выраженное беспокойство быстро исчезает, т. е. тормозится. Подобное поведение можно рассматривать как защитную реакцию, предохраняющую еще не сформировавшуюся нервную систему медвежонка от перевозбуждения и стресса. Подобное «оборонительное возбуждение» в этот период способствует также проявлению кратковременных ориентировочно-исследовательских реакций, а это, в свою очередь, создает благоприятный фон для формирования в естественной среде пищевого поведения. Медвежата-сеголетки начинают подкармливаться растительностью сразу, как только появляются первые проростки травянистой растительности, т. е. формируются первые навыки контактов с пищевыми компонентами среды обитания. Поскольку в этот период у медвежат нет четко выраженной реакции страха (избегания), они без боязни подходят к заинтересовавшим их предметам и могут их исследовать.

Подтверждением слабой выраженности «реакции страха» у медвежат в детском возрасте (апрель месяц) могут служить случаи приближения их к человеку, что, в свою очередь, провоцирует у медведицы агрессию — защиту детенышей ([Бромлей 1965]; наши личные наблюдения).

Развитие пищевого поведения — формирование навыков поедания разных растений — завершается к возрасту 120—140 дней. В этот период пищевое поведение характеризуется избирательностью в добывании и потреблении определенных, предпочитаемых видов растительности (трав, листьев деревьев, ранних ягод). К началу созревания черники — важного пищевого компонента в питании медведей — происходит завершение формирования основы пищевого поведения.

В формировании пищевых навыков у медведя можно обнаружить «работу» метода проб и ошибок — медвежонок многое может взять в рот, но несъедобные предметы, например, камешки, сучки, обрывки коры деревьев, цветки ромашки и др., — выплевывает. На отдельные компоненты среды можно увидеть проявление хорошо выраженной положительной ориентировочно-исследовательской реакции, имеющей врожденную (инстинктивную) природу. Такие реакции обнаруживаются на фекалии млекопитающих и тетеревиных птиц, на запахах падали, муравьев, мышей, на звуки, издаваемые пролетающими крупными насекомыми (шмели, осы, майские жуки) и др.

Завершение формирования основы пищевого поведения совпадает у медвежат с появлением у них «реакции страха». «Безбоязненный» контакт с предметами внешней среды проявляется значительно реже. Происходит дальнейшее формирование навыков использования новых растительных кормов по мере их появления (ягоды, плоды кустарников и деревьев). При добывании отдельных доступных кормов (листьев деревьев, ягод, зерен овса) обнаруживаются четкие стереотипные реакции. Такие стереотипы позволяют «оптимизировать» последовательность действий животного для достижения конечного результата — добычи наибольшего объема корма в единицу времени.

Реакция страха у медвежат проявляется внезапно и выражается сначала в ориентировочной реакции, за которой следует реакция избегания. Подобное проявление реакции страха можно объяснить созреванием определенных отделов мозга, следствием которого является снижение порога провокации этой реакции. Момент появления «реакции страха» «запускает» формирование оборонительного поведения молодого медведя. Медвежонок начинает относиться настороженно ко всякому новому раздражителю, часто пугается до такой степени, что быстро залезает на дерево, где может находиться довольно долго. Оборонительное поведение медвежат формируется сравнительно быстро, и в возрасте от шести месяцев медвежонок уже обладает опытом, достаточным для определения потенциально опасных и опасных раздражителей внешней среды.

В этом возрасте уровень жизнеспособности детеныша значительно повышается. К концу июля, т. е. в возрасте старше шести месяцев, у них уже сформированы основы пищевого (5 мес.) и оборонительного (6 мес.) поведения. В этот период у них проявляется способность ориентироваться в среде обитания — в частности способность запоминать и отдельные предметы (дерево, камень), и элементы местности (болото, вырубка, ягодники), и их взаимное расположение в пространстве.

Экспериментально мы смогли продемонстрировать, что медвежата в возрасте старше семи месяцев способны ориентироваться по сторонам света и приходить в знакомое место через территорию, ранее им не знакомую, покрывая при этом расстояние в 6 и более км. Это означает, что у бурого медведя формируется так называемая «когнитивная карта», позволяющая ему четко ориентироваться в пространстве. Наша экспериментальная работа показала, что медвежата-сироты в возрасте старше двух лет, знакомые с территорией площадью около 1,5 тыс. га, удерживают в памяти информацию о размещении на этой территории определенных биотопов. При перемещении по такой территории они выбирают в целом прямолинейное направление движения к этим объектам, зачастую не используя при этом уже знакомые им места, т. е. обнаруживают хорошую ориентацию на местности.

Возраст семь месяцев — это возраст наступления самостоятельности у бурого медведя. В Центральной части европейской России медведица-мать в это время прекращает кормление детенышей молоком. За оставшийся срок ей нужно накопить жир, достаточный для переживания зимнего периода. Известно, что в европейской южнотажной зоне России мало нажировочных кормов. После прекращения лактации прочность внутрисемейной связи (медведица — медвежата) значительно ослабевает. В случае опасности медведица нередко оставляет взбравшихся на дерево детенышей и убегает. В наших экспериментах было показано, что подросшие медвежата обладают замечательной способностью отыскивать свою «мать» (экспериментатора) по оставленному запаху (следу) даже по истечении восьми часов после расставания. В полевых условиях мне приходилось наблюдать несколько случаев, когда медведица, напуганная человеком, убегала, а медвежата оставались на месте от трех до шести часов, до тех пор, пока к ним не возвращалась мать.

В работе по реабилитации медвежат-сирот было важно пронаблюдать и поведение при устройстве ими зимней берлоги. Берложное «гнездостроительное» поведение бурого медведя является частью «защитного» поведения. Экстремальный для медведей зимний период эти звери переживают в берлоге в состоянии зимнего сна. Медвежата-сеголетки ложатся в берлогу вместе со своей матерью, и считается, что они могут обучиться строительству убежища от нее, через реакцию подражания. Они могут подражать ей и в выборе места для берлоги, и в ее обустройстве. Уже в самом начале нашей работы, в 1974 году, мы впервые наблюдали самостоятельное строительство зимней берлоги у медвежат-сирот. Эти медвежата попали к чело-

веку в возрасте около трех месяцев, т. е. накануне выхода семьи из берлоги. Принимая во внимание феномен влияния раннего опыта на поведение взрослых животных, можно было предположить, что самостоятельно строить берлогу эти медвежата могли под влиянием их пребывания в берлоге с матерью в ранний постнатальный период развития.

В дальнейшем мы выращивали медвежат, взятых из берлоги в возрасте от одного до пяти дней, также детенышей медведя, родившихся в зоопарке от родителей, предки которых разводились в неволе. Мы наблюдали, как проходило строительство берлоги у таких медвежат — у них «воспоминаний о материнской берлоге» не было.

Для проведения таких наблюдений заранее, в «предберложный» период, в лесу устанавливали палатку, в которой поселялся наблюдатель. Наблюдали за медвежатами вплоть до времени их окончательно залегания в берлогу. Было установлено следующее. Гнездостроительное, берложное поведение бурого медведя состоит из трех этапов, которые в целом соответствуют описанным Крушинским [1960б] «унитарным» реакциям. Это *поисковый, собственно гнездостроительный и завершающий* этапы.

Поисковая унитарная реакция. При снижении температуры воздуха ниже нулевых отметок и выпадении первого снега медвежата начинают искать место, закрытое от осадков. При этом они направлено выбирают подобные места на открытых, хорошо освещаемых местах — обычно это участки ветровалов, пограничные зоны леса и вырубки, леса и поляны, редины. Это первичное поисковое берложное поведение проявляется в светлое время суток. Можно полагать, что при выборе места под будущую берлогу животное выбирает темное место на общем светлом фоне, т. е. в поисковой гнездостроительной реакции для медведя имеет значение наличие контраста в освещении. Оказывается, что в зимний период открытые от леса места лучше засыпаются снегом, и такое поведение медвежат вполне рационально. Дальнейшее развитие поведения — это обследование выбранного места, использование его как убежища, т. е. места временного пребывания, причем животное нередко остается там как в дневное, так и в ночное время. В этот период медвежонок может оставить выбранное место и переместиться в другое. Поисковая унитарная реакция гнездостроительного поведения состоит из элементов исследовательского поведения. Животное определяет «пригодность» выбранного объекта для возможного устройства берлоги. Конечным результатом действия в этой фазе строительства берлоги является *выбор* определенного сочетания элементов *внешней среды (для своих будущих потребностей)*.

Собственно гнездостроительное поведение — унитарная реакция гнездостроительного поведения — состоит из *действий, в ходе которых животное изменяет выбранные ранее элементы внешней среды (в соответствии со своими потребностями)*. У бурого медведя различают 4 типа берлог: верховая, полугрунтовая, грунтовая и естественная. Строительство берлог каждого из этих типов требует от зверя выполнения различных по сложности действий. Самая сложная берлога — грунтовая. Она состоит из «чела» — входного отверстия, «шейки» — норы и собственно камеры. Такую берлогу медведь выкапывает, выбирая для этого хорошо освещенное место. Естественные берлоги, например, в пещерах, не требуют от медведя особых действий, и залеганию в них зверей могут предшествовать два последних элемента гнездостроительного поведения. В случае использования естественной берлоги животное поскобливает «грунт» на ложе, выбрасывает старую подстилку и затаскивает в берлогу новый материал для подстилки, в таких берлогах подстилка иногда отсутствует.

Завершающая унитарная реакция гнездостроительного поведения направлена на устройство в камере берлоги подстилки. Медведь собирает лапами лесной опад (будущую подстилку) вблизи берлоги (это — первичные действия). При этом он начинает двигаться задом наперед. Затем из лесного опада он формирует кучки (это — вторичные действия). После этого медведь начинает пятиться в направлении чела берлоги и подгребает за собой передними лапами собранные кучки листьев, сучков, мелкого лесного мусора (это — действия третьего порядка). После этого он пролезает через чело берлоги задом и затаскивает в нее уже собранные кучки опада (это — действия четвертого порядка). Последним этапом этих действий является выкладывание подстилки на ложе.

Таким образом, наблюдения показали, что медвежата-сироты могут построить берлогу самостоятельно, т. е. гнездостроительное поведение имеет инстинктивную (фиксированную) природу в пределах нормы реакций для данного вида. На имеющейся у животного «врожденной основе» у него быстро формируется поведенческий комплекс, состоящий из трех унитарных реакций, обеспечивающих построение убежища-берлоги. Примером участия обучения в период строительства берлоги является, например, формирование и «совершенствование» движений, позволяющих подгребать кучки лесного опада. Вначале строительства медвежонок, подгребая кучку, может двигаться в сторону, противоположную от берлоги. Такие неадекватные действия могут выполняться несколько раз, при этом медвежонок залезает в берлогу, но оказывается без материала для устройства

подстилки. Через некоторое время животное начинает понимать, как именно нужно двигаться с подстилочным материалом, чтобы тот оказался у входа в берлогу, и проблема с устройством подстилки оказывается разрешенной. Переживание бурным медведем зимнего периода — важнейшая адаптация, направленная на сохранение данным видом жизнеспособности в условиях отсутствия основных (растительных) кормов и наступающего в зимний сезон климатического дискомфорта.

В настоящем очерке я привел часть нашего экспериментального исследования формирования поведения у бурого медведя, выполненного по программе, разработанной под руководством Леонида Викторовича Крушинского, Учителя и наставника, принимавшего непосредственное участие в работе с медвежатами-сиротами в самом начале нашей работы.

В личных беседах Леонид Викторович особо подчеркивал необходимость такого исследования для разработки методики специальной передержки медвежат-сирот с целью их реабилитации — выпуска на свободу. Время ушло вперед. Ушло, оставив чувство особой сопричастности мыслям великого ученого нашей эпохи. Учителя, который обладал редким качеством — видеть и понимать жизнь животных, исходя из их деятельности, порождаемой не только физиологическими потребностями организма, но и психикой.

Животные способны тонко улавливать логику происходящих событий и выбирать правильное, адекватное действие часто в ситуации, возникшей в жизни животных впервые — это проявление элементарной рассудочной деятельности, замечательное качество многих животных, к которым относятся и медведи [Крушинский и др. 1981б]. Изучению этого явления Леонид Викторович посвятил многие годы своей жизни, он открыл людям удивительный своим многообразием мир в поведении животных, мир, который требует уважения и бережного сохранения со стороны человека.

Мечта Учителя о реабилитации медвежат-сирот воплощена в жизнь. Свободу обрели многие десятки медвежат-сирот, попадавшие в руки человека в раннем возрасте. В дикую природу были выпущены также и 16 медвежат, родившихся в зоопарке. На основе нашей реабилитационной программы были проведены работы по восстановлению деградировавшей локальной популяции бурого медведя в Брянской области — туда выпущены многие из выращенных нами животных.

Торопецкая биологическая станция «Чистый лес» Центрально-лесного заповедника стала центром реабилитации медвежат-сирот, известным как в России, так и за рубежом. Много лет все работы на

биостанции, связанные с реабилитацией медвежат-сирот, финансирует Международный фонд защиты животных (IFAW).

Выдающийся отечественный ученый, замечательный специалист и тонкий знаток жизни диких животных Леонид Викторович Крушинский внес основополагающий вклад в работу, положительные результаты которой по экологии и поведению бурого медведя в Центральной части европейской России сейчас широко известны. Результаты наших исследований сами по себе порождают новые задачи, выполнение которых ждет новых исследователей. Программа Л. В. Крушинского по изучению биологии бурого медведя продолжает работать!

ИЗУЧЕНИЕ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ПТИЦ В ИХ ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Т. А. Обозова

Понимать поведение животных во всей его полноте можно «только в обстановке нормальной видовой традиции».

А. Н. Промптов (1947. С. 595).

Основное кредо К. Лоренца состояло в том, что мы не сможем понять внутренний мир и мотивы поведения животных до тех пор, пока не покинем стены физиологических и зоопсихологических лабораторий и не освободим подопытных животных из тесных клеток и экспериментальных станков. Только свободное животное может в полной мере продемонстрировать наблюдателю все богатство и всю сложность своей психики.

Е. Н. Панов.

Предисловие к русскому переводу книги К. Лоренца «Кольцо царя Соломона» (1978. С. 6).

Мысль о наличии у животных зачатков мышления появилась у Л. В. Крушинского в результате его наблюдений за поведением животных в природе, в естественной для них среде обитания. По его словам, «изучение рассудочной деятельности в условиях свободного поведения приводило в основном к тому, что складывалось лишь впечатление о наличии у собак рассудка. Однако лабораторные эксперименты, которые были разработаны в результате этих впечатлений, их подтвердили. Они подтвердили и то, что сами наблюдения были правильными. А это значит, что они имеют определенное научное значение». Его многочисленные наблюдения обобщены в кни-

ге «Записки московского биолога» [2006], но наряду с этим Леонид Викторович пытался также экспериментировать с вольными животными непосредственно в природных условиях. Примером может служить попытка проверять у вольных ворон способность к экстраполяции. Некоторые другие примеры таких его экспериментов описаны в статье Н. Л. Крушинской [2006].

Разумеется, исследования когнитивных способностей животных, которые проводятся в лабораторных, четко контролируемых условиях, позволяют повторять тесты столько раз, сколько это необходимо для проведения статистической оценки результатов, позволяют исключать влияние второстепенных факторов, таких как, например, запах от приманки или невольные подсказки со стороны экспериментатора и т. д. Однако знания, полученные в ходе «полевых» работ — наблюдений и экспериментов в природе, — несомненно, дополняют и расширяют наши представления об исследуемом виде, позволяют выявить такие стороны когнитивных способностей, которые могут не проявляться в лабораторных условиях или не поддаются глубокому и полноценному анализу (например, социальное поведение и онтогенез поведения животных). Наряду с этим именно полевые исследования позволяют нам изучать виды, содержание которых в неволе затруднительно. В этой работе мы попытались объединить достоинства обоих подходов — переносить стандартные лабораторные методики в полевые условия и с их помощью изучать когнитивные способности животных, находящихся в их естественной среде обитания.

К настоящему моменту сделан ряд попыток экспериментальными методами изучать когнитивные способности животных, живущих в природных условиях. В нашей стране наиболее фундаментальные исследования такого рода выполнил Л. А. Фирсов [1977; 2010]. В 1960—1980-х гг. он изучал адаптивные возможности и когнитивные способности шимпанзе на озерных островах в Псковской области, куда на лето их вывозили из приматологического центра в Колтушах. Л. А. Фирсов использовал комплексный подход к анализу когнитивных способностей приматов. Изучая поведение шимпанзе в природе, он предъявлял им ряд новых задач, требующих применения орудий. Наряду с этим он изучал их способности к обобщению. Леонид Александрович проверял способность обезьян применять ранееработанное правило выбора по образцу к природным объектам с использованием той же процедуры, что и в лабораторных условиях [Фирсов 1972; 2007; 2010].

В наше время интерес к подобным исследованиям усиливается, о чем свидетельствуют работы, в которых анализируются когнитивные

аспекты социального поведения животных в их естественной среде обитания. К. Холекамп с соавторами [Benson-Amram et al. 2011] более 20 лет изучают когнитивные способности пятнистых гиен как основу их социального поведения. Исследования проводятся на двух кланах гиен в Национальном парке Масаи Мара (Masai Mara National Reserve) на западе Кении. Т. Клатон-Брок и М. Мансер (см. [Tornton et al. 2010]) наблюдают за мечеными сурикатами на территории пустыни Калахари. В цели проекта входит изучение социального обучения, эволюции обучения и «культурной преемственности» внутри групп этих животных. Ряд таких исследований проведен и на птицах. В нашей стране первые работы по изучению когнитивных способностей птиц в природных условиях появились в 1980—1990-х гг. Е. Н. Дерим-Оглу и Г. В. Егорова экспериментально изучали когнитивные способности мелких воробьиных птиц в их естественной среде обитания. На примере мухоловок-пеструшек экспериментальным путем, методом выработки дифференцировки стимулов, отличающихся друг от друга числом элементов, они выявили способность птиц оценивать величину множеств, содержащих до 9 элементов. Для обучения и тестирования птиц использовали оригинальную методику — в экспериментальную дуплянку помещали перегородку, которая делила ее на два отсека, каждый из которых имел свой вход через леток. Гнездо с птенцами при этом располагалось в искусственном лотке, который можно было перемещать под перегородкой то в один отсек, то в другой. Стимулы для выбора крепили над отверстием летка. Выполнение задачи было основано на родительской мотивации: если птица-родитель влетала в тот леток, над которым были размещены «правильные» стимулы, она могла покормить свой выводок [Дерим-Оглу, Егорова 1982].

В течение более чем 10 лет П. Гонзалес-Гомес и Р. Васкез [Gonzalez-Gomez, Vasquez 2005] изучают когнитивные способности чилийского огненношапочного колибри (*Sephanoides sephanoides*), проводя наблюдения в природе, в парке в окрестностях Сантьяго. Задача их работы — оценить, как птицы запоминают абсолютные характеристики (например, цвета и формы) и относительное расположение в пространстве кормового объекта (это пространственная память, «spatial memory»). Авторы показали, что колибри способны запоминать относительное местоположение кормушки в пространстве. К аналогичным выводам пришла другая группа исследователей, которая изучает когнитивные способности охристого колибри (*Selasphorus rufus*) в его естественной среде обитания в Канаде, в районе Скалистых гор. Помимо способности этих птиц запомнить про-

странственное расположение объектов, исследователи оценивали их способность к распознаванию относительных признаков «выше» и «ниже» (птицам предлагали находить цветы с нектаром, расположенные выше или ниже других). Они показали, что колибри способны запоминать и обобщать относительные признаки кормового объекта в процессе фуражирования.

Л. Хубер и его коллеги [Huber et al. 2001] в течение нескольких лет исследовали способности попугаев кеа (*Nestor notabilis*) на территории Национального парка имени Кука (Новая Зеландия). Анализировали способности этих птиц к обучению путем наблюдения и к совместным действиям при добывании приманки из экспериментального ящика. Было показано, что попугаи способны к таким совместным действиям — некоторые птицы смогли обучиться решению этой задачи, наблюдая за поведением обученного сородича.

Дж. Мэдден изучает феномен «культурной преемственности» у шалашников — передачу из поколения в поколение некоторых навыков украшения шалаша [Madden 2008].

В настоящее время интерес к изучению когнитивных способностей животных в природе заметно усиливается, о чем свидетельствуют, например, материалы первой конференции «Cognition in the Wild» (<http://asab.nottingham.ac.uk/meetings/ASAB%202012%20Winter%20Meeting%20Posters.pdf>). Один из представленных там проектов «Cambridge Jackdaw Project» (<http://www.wildcognitionresearch.com/cambridge-jackdaw-project>) посвящен долговременному изучению когнитивных способностей галок в природе, с акцентом на их социальное поведение. Кроме того, проект предусматривает исследование эволюции когнитивных способностей и культурных традиций у этих птиц.

Упомянутые работы выполнены на разных видах птиц и способствуют расширению сравнительной характеристики когнитивных способностей этого класса. Следует отметить, что до недавнего времени в качестве универсального модельного объекта для оценки когнитивных способностей класса птиц обычно использовали голубей, несмотря на то, что они обладают относительно примитивно организованным мозгом. Представители других семейств (например, врановые птицы и попугаи) становились объектами таких исследований несопоставимо реже. В то же время начало экспериментов на этих видах существенно расширило наши представления о когнитивных способностях класса птиц (Зорина, Обозова в настоящей книге).

Эти работы продемонстрировали, насколько сильно различаются по способности к решению стандартных лабораторных тестов птицы

с разным уровнем структурно-функциональной организации мозга. Очевидно, что исследование широкого спектра видов птиц с разными уровнями развития мозга способствует более глубокому пониманию природы когнитивных способностей животных.

Первой задачей в проекте, данные которого изложены ниже, была характеристика когнитивных способностей птиц, обладающих столь же примитивным мозгом, как и голубиные птицы, но относящихся к другой таксономической группе.

Для серокрылой чайки (*Larus glaucescens*), выбранной объектом настоящего исследования, и других представителей сем. *Laridae* характерно очень пластичное поведение в природе. Это проявляется, в частности, в использовании этими птицами любых доступных кормов: они подбирают падаль и последы на лежбищах морских котиков, на лососевых нерестилищах они питаются мертвой рыбой, кормятся созревшими ягодами, собирают пищевые отбросы на свалках и зверофермах, следуют за промысловыми судами и используют в пищу отходы рыболовного промысла. Для чаек характерны также разнообразные проявления хищничества и клептопаразитизма (они поедают яйца у сородичей и кайр, нападают в воздухе на более мелких птиц — крачек, чистиков и топорков, отбирают у них рыбу). Известно, что чайки успешно осваивают разнообразные типы мест обитания, включая антропогенные ландшафты; выводят и выкармливают потомство в городской среде [Зеленская 2008]. По нашим наблюдениям некоторые особи «командорской» популяции чаек выводят своих птенцов не на морских пляжах и пологих склонах необитаемых островов Топоркова и Арьего Камня, а на крышах домов села Никольское (о. Беринга), питаясь при этом преимущественно пищевыми отходами и подачками местных жителей, ловко избегая опасности, исходящей от многочисленных домашних животных. Своим поведением чайки во многом напоминают серых ворон — птиц со сложным, очень пластичным поведением и высокоорганизованным мозгом, которые способны к решению самых сложных когнитивных задач в условиях лабораторных экспериментов. Данных о когнитивных способностях чаек, так же как об уровне структурно-функциональной организации их мозга, нам обнаружить не удалось. Известно лишь, что значение полушарного индекса Портмана (см. статью Зориной, Обозовой в настоящей книге) для представителей семейства *Laridae* составляет 4,93. Эта величина практически соответствует показателю индекса Портмана для голубиных птиц (3,45) и принципиально ниже, чем этот показатель для представителей семейства врановых птиц (примерно 14,99) [Portmann 1947].

Одна из трудностей проведения когнитивных тестов в полевых условиях состоит в необходимости работать с индивидуально распознаваемыми животными, которые при этом должны быть толерантны к близкому присутствию человека. Серокрылая чайка в этом отношении оказалась удачным объектом. Большая колония этих птиц расположена на острове Топорков Командорского архипелага (ГПБЗ «Командорский», Дальний Восток, Россия). На этой заповедной территории птицы мирятся с присутствием человека даже у своих гнезд. В период размножения каждая пара чаек в колонии занимает свой небольшой гнездовой участок, который ревностно охраняет. Кроме того, на каждом гнездовом участке четко доминирует самец — именно он всегда первым подходит к корму. Это позволяет работать с индивидуально узнаваемыми птицами непосредственно на их гнездовых участках, не подвергая их стрессу при отлове для мечения. Точность такой идентификации была проверена с помощью неинвазивного (т. е. без отлова птиц) мечения части особей нетоксичными красителями — с использованием окрашенных кусков рыбы, которые при заглатывании птицей оставляли специфический паттерн точек на шее и голове. Всего в тестах использовали 37 чаек. Судя по окраске оперения, это были половозрелые особи, возраст которых составлял не менее 5 лет [Юдин, Фирсова 2002].

Для создания разносторонней характеристики когнитивных способностей серокрылой чайки мы использовали лабораторные тесты, с помощью которых ранее характеризовали эти способности у врановых птиц и голубей, а также у животных других видов (Зорина, Смирнова, в настоящей книге).

Ниже будут изложены результаты экспериментов, в которых была получена всесторонняя характеристика когнитивных способностей серокрылых чаек. Исследование проводилось по следующей схеме: 1 — тест на «неисчезаемость» приманки, 2 — тест на экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя, 3 — тест на способность чаек к обобщению относительных признаков «больше / меньше», 4 — тест на способность чаек к обучению путем наблюдения.

1. Тест на «неисчезаемость» приманки. Сначала мы провели тест на «неисчезаемость» предметов (object permanence) на 8 птицах. Этот тест можно рассматривать как наиболее общий и самый «простой». С его помощью можно выяснить, способно ли животное сохранять память о предмете, скрывшемся из поля зрения. Наличие этой способности — необходимое условие для решения многих задач, в том числе и более сложных.

Процедура этого теста: 1) каждой чайке демонстрировали приманку — куски рыбы, 2) приманку накрывали непрозрачным конусом. Только две чайки искали корм после того, как он становился невидимым. Остальные шесть сразу же утрачивали всякий интерес к якобы уже не существующей приманке. Подобным образом ведут себя в аналогичном эксперименте голуби, куры, перепела и цесарки [Крушинский 2009; Lazareva 2000] — птицы с низким значением индекса Портмана. В противоположность им врановые птицы и попугаи легко справляются с аналогичной задачей [Pepperberg 2000; Крушинский 2009; Лазарева 2001].

2. Тест на экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя. Следующим тестом, который был предложен для решения чайкам, был тест на «экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения». По Л. В. Крушинскому, это универсальный тест, с помощью которого были охарактеризованы представители 5 классов позвоночных. По своей структуре он сложнее теста на «неисчезаемость» приманки. Чтобы решить его, животное должно не только понимать, что скрывшийся из поля зрения предмет не исчез совсем, а продолжает существовать, но и мысленно представить направление и, видимо, траекторию его перемещения на участке пути, который невидим животному [Крушинский 2009]. «Опыт с ширмой» был проведен с 7 чайками. Перед каждой птицей располагали непрозрачную ширму размером 90×35 см с небольшой щелью (30 см) в середине (на практике это были две независимые половины одной ширмы). Через эту щель птица могла видеть две кормушки, в одну из которых демонстративно клали куски рыбы, другая при этом оставалась пустой. После того, как птица проявляла интерес к корму (неотрывно следила за кормушкой), разводили кормушки в разные стороны (одновременно), перемещая их вдоль ширм с противоположной от птицы стороны. Таким образом, птица могла наблюдать начальный участок перемещения кормушек до того, как они исчезали за преградами. Только четыре из семи чаек решили эту задачу, т. е. в поисках корма они пошли в том направлении, куда переместился корм. Остальные птицы двигались «неправильно» — т. е. в противоположную сторону. Результаты решения данного теста чайками сходны с поведением кур и голубей, которые также практически не решали этот тест. В то же время, для серых ворон решение этого теста не представляло сложности (79,3 % правильных решений при первом предъявлении задачи) [Там же].

3. Тест на способность чаек к обобщению относительных признаков «больше / меньше». Обобщением называют мысленное выделение наиболее общих свойств, объединяющих ряд стимулов или событий. Выделяют два уровня обобщения:

1. допонятийный уровень проявляется в способности субъекта переносить усвоенное им правило выбора на новые стимулы той же категории;

2. уровень довербальных понятий, который проявляется в способности переносить правило выбора на новые стимулы других категорий.

Допонятийный уровень обобщения является универсальной способностью, которая в той или иной степени обнаруживается у большинства исследованных видов животных, в то время как формирование понятий доступно далеко не всем (см. статью Смирновой и Зориной в настоящей книге). Для того чтобы выяснить, способны ли животные к обобщению и какой уровень обобщения им доступен, проводят тесты на перенос — предъявляют стимулы той же и новых категорий, которые не были использованы при обучении.

Показано, что многие животные, включая птиц, способны к обобщению по относительным признакам «больше / меньше», «выше / ниже», «сходство / отличие» и т. д. (Смирнова, Зорина в настоящей книге). В настоящей работе для исследования способности чаек к обобщению относительных признаков «больше / меньше» мы использовали обучение птиц дифференцировке стимулов по размеру (с пищевым подкреплением) в их естественной среде обитания.

В экспериментах участвовали 22 взрослых самца серокрылой чайки.

Для выработки дифференцировочных пищевых условных рефлексов в экспериментах 1 и 2 был использован набор картонных коробок разного размера и цвета. В эксперименте 1 это были 4 синие картонные коробки без крышек следующих размеров: $5 \times 5 \times 5$ см (стимул № 1), $10 \times 10 \times 10$ см (стимул № 3), $20 \times 20 \times 20$ см (стимул № 4) и $40 \times 40 \times 40$ см (стимул № 6). В этом наборе стимулов площадь стороны каждой следующей коробки была в четыре раза больше площади стороны предыдущей (рис. 1). Обучение пищедобывательному навыку проводили с использованием каждый раз двух пар стимулов, предъявляя их в опыте 8 раз. Это были пары 1 & 3 и 4 & 6 (рис. 1). Последовательность предъявления пар стимулов чередовали в квазислучайном порядке, т. е. 4 раза показывали одну пару и 4 раза — другую, причем каждую из пар стимулов давали подряд не более двух раз. В квазислучайном порядке меняли и взаимное расположение стимулов (слева или справа от птицы).



Рис. 1. Чайка учится выбирать меньший из пары стимулов

Первую группу из 8 чаек обучали выбирать более крупную коробку из пары (группа «больше»), а вторую группу (8 чаек) — меньшую по размеру коробку (группа «меньше»). (Рис. 1).

Коробки-стимулы устанавливали на расстоянии 1 м друг от друга на деревянных подставках. Подставки были высотой 40 см, благодаря чему находящаяся на земле птица не могла видеть содержимое коробок.

Обучение начинали с процедуры приучения. Чайки должны были привыкнуть брать корм из коробки, в которую экспериментатор помещал на глазах у птицы приманку — кусок рыбы. Если птица не проявляла интереса к спрятанной у нее на глазах приманке, то экспериментатор помещал приманку на край коробки так, чтобы она была видна птице. Следовало дождаться, чтобы птица взяла корм. Последующие предъявления проводили аналогично первому до тех пор, пока птица не начинала сама добывать спрятанный в коробку корм.

После этого обучение продолжали, не демонстрируя птице наличие корма в одной из коробок. Вне поля зрения птицы (за ширмой) экспериментатор помещал кусок рыбы в одну из двух коробок. Затем он подходил к подставкам и одновременно ставил на каждую из них по коробке, после этого удалялся на расстояние не менее 5 м. Птица делала выбор — она запрыгивала на коробку или стаскивала ее клювом с подставки. Если выбор был правильным, то экспериментатор уносил коробки и начинал готовить новую пару стимулов. Если выбор был не правильным, то птице давали возможность найти корм

в другой коробке. В протоколе каждого предъявления фиксировали результат только первого выбора.

Обучение проводили до достижения птицей критерия: не менее 8 правильных решений за 10 последовательных предъявлений теста (при этом не менее 4 правильных решений за 5 предъявлений каждой из двух пар стимулов).

При проведении теста на перенос каждой птице однократно предъявляли четыре новые комбинации ранее использованных стимулов. Это были пары: 1 & 4; 3 & 6; 3 & 4; 1 & 6 (рис. 1). При тестировании подкрепление помещали в обе коробки.

Предъявление пар стимулов при процедуре тестирования имело следующие особенности. В двух новых парах (1 & 4 и 3 & 6) стимулы ранее имели одинаковое сигнальное значение: в период обучения они оба подкреплялись пищей (табл. 1) или оба не подкреплялись (табл. 1). В других двух парах (3 & 4; 1 & 6) стимулы ранее имели разное сигнальное значение: при обучении один из них подкреплялся, а другой нет.

Уровень достоверности правильных решений оценивали по биномиальному тесту в программе «STATISTICA for Windows» (версия 5.01).

Для достижения критерия обученности (см. выше) птицам из обеих групп потребовалось от 12 до 51 предъявления. Птицам, обучавшимся выбору большего стимула, для достижения критерия потребовалось от 12 до 48 предъявлений; а птицам, обучавшимся выбору меньшего стимула, — от 16 до 51 предъявлений.

Достоверных различий в динамике обучения для птиц этих двух групп обнаружено не было.

Таблица 1

Результаты эксперимента 1.

Число чаек в каждой группе, правильно решивших тест на перенос ($n = 8$)

Пары стимулов	группа «больше»	группа «меньше»
3 & 6	7*	6
1 & 4	8*	7*
1 & 6	7*	8*
3 & 4	3	3

* — достоверно выше случайного уровня при $p \leq 0,05$

При предъявлении пары, составленной из ранее подкреплявшихся стимулов (пары стимулов 3 & 6 для группы «больше» и 1 & 4

для группы «меньше»), 7 из 8 птиц из группы «больше», и 6 из 8 птиц из группы «меньше», сделали «правильный» выбор (табл. 1). Когда предъявляли пару стимулов, составленную из ранее не подкреплявшихся стимулов (пары стимулов 1 & 4 для группы «больше» и 3 & 6 для группы «меньше»), все 8 птиц из группы «больше» и 7 из 8 птиц из группы «меньше» сделали «правильный» выбор (табл. 1). Это означает, что птицы не только запомнили два конкретных предмета, выбор которых подкреплялся, но в новой ситуации смогли реагировать на относительные признаки «больше» и «меньше», как на не связанные ранее с подкреплением.

Когда правильным решением был выбор ранее подкреплявшегося стимула (пара стимулов 1 & 6 для обеих групп), семь из восьми птиц в группе «больше» и все восемь птиц из группы «меньше» справились с решением (табл. 1). Когда правильным решением был выбор ранее не подкреплявшегося стимула (пара стимулов 3 & 4 для обеих групп), только 3 из 8 птиц в обеих группах решили тест «правильно», тогда как оставшиеся 5 птиц в каждой группе продолжали выбирать ранее подкреплявшийся стимул (табл. 1). Следовательно, информация о подкреплении и выборе конкретных предметов, сопровождавшихся подкреплением, осталась для птиц более значимой, чем обобщенная информация об их относительных размерах.

Для того чтобы оценить, в какой мере чайки способны к обобщению сформированного у них правила выбора по относительным признакам «больше/меньше», был проведен эксперимент 2. В нем для обучения использовали не две, как в предыдущем случае, а четыре пары стимулов. Благодаря этому птицы получали больше информации для выделения и обобщения относительных признаков. В качестве стимулов для обучения использовали 6 коричневых картонных коробок разного размера. Размеры (длина/высота/ширина) коробок соответствовали: $5 \times 5 \times 5$ (стимул № 1), $7,5 \times 7,5 \times 7,5$ (стимул № 2), $10 \times 10 \times 10$ (стимул № 3), $20 \times 20 \times 20$ (стимул № 4), $30 \times 30 \times 30$ (стимул № 5) и $40 \times 40 \times 40$ см (стимул № 6) (рис. 1).

Процедура обучения подробно описана выше в эксперименте 1. Группу, состоящую из 5 чаек, обучали выбирать больший из пары стимулов (группа «больше»). Другую группу, состоящую из 3 чаек, обучали выбирать меньший из пары стимулов (группа «меньше»). Обучение проводили на 4 парах стимулов: 1 & 3, 4 & 6, 1 & 6, 2 & 5.

Для достижения критерия обученности (не менее 16 правильных выборов за 20 последовательных предъявлений стимулов) птицам из обеих групп потребовалось 21—68 предъявлений. Птицам, обучавшимся выбору большего стимула, для достижения критерия по-

требовалось от 21 до 49 предъявлений; птицам, обучавшимся выбору меньшего стимула — от 28 до 68 предъявлений.

Достоверных различий в динамике обучения для птиц из двух групп обнаружено не было.

Для того чтобы выяснить, влияет ли количество использованных для обучения стимулов на способность к решению тестов на перенос, птицам, также как и в эксперименте 1, предъявляли новые пары, составленные из стимулов, имевших одинаковое (1 & 4; 3 & 6) или разное (3 & 4) сигнальное значение при обучении. Если доля правильных решений в этих тестах не превышала случайного уровня, то проводили серию опытов со стимулами, использованными при обучении. Это было необходимо для того, чтобы убедиться, что птица не забыла изначально сформированное у нее при обучении правило выбора. Подкрепление при этом помещали в обе коробки. Расположение стимулов варьировали в квазислучайном порядке.

Для того чтобы оценить степень обобщенности сформированного в результате обучения правила выбора, проводили серию тестов на перенос. Эти тесты заключались в том, что птице предъявляли новые, не использованные при обучении стимулы. В одном случае это были стимулы той же категории — нового цвета (тест «цвет»), и новой формы (тест «цвет-форма»). В последнем тесте (тест «множество») использовали стимулы другой категории — множества.

Для теста «цвет» использовали 6 картонных коробок новых цветов: 3 коробки были красными, другие 3 — синими. Их форма и размеры соответствовали форме и размерам стимулов, использованных при обучении. Для теста «цвет-форма» использовали 6 разноцветных пластиковых ведер, размеры которых приблизительно соответствовали размерам стимулов, использовавшихся при обучении. Для теста «множество» (новая категория стимулов) использовали пары стимулов, которые состояли из разного числа кубиков: 2 & 3, 2 & 4, 2 & 5, 3 & 4, 3 & 5. Всего было 8 пластиковых кубиков одинакового размера (7 × 7 см), но разного цвета: 2 желтых, 2 зеленых, 2 красных и 2 синих. Кубики размещали на подставках так, чтобы они отстояли друг от друга не менее чем на 2 см (и смотрелись как отдельные фигуры). При повторном предъявлении пары множеств использовали кубики другого цвета. В каждом множестве всегда присутствовало по 1 кубiku красного цвета, в котором был корм.

При предъявлении стимулов, ранее имевших одинаковое сигнальное значение (пары стимулов 1 & 4; 3 & 6), 4 птицы из группы «больше» и все птицы из группы «меньше» успешно справились с выбором (табл. 2).

Таблица 2

Результаты эксперимента 2.

Число правильных решений у чаек из групп «больше» и «меньше» за десять последовательных предъявлений стимулов в тестах на перенос

Тест	Номер птицы из группы «больше»					Номер птицы из группы «меньше»		
	1	2	3	4	5	1	2	3
1 & 4; 3 & 6	8*	5	8*	7	5	9*	5	10*
3 & 4	10*	10*	9*	10*	7	8*	10*	10*
Тест «цвет»	5	—	9*	—	5	9*	10*	—
Тест «цвет-форма»	10*	—	4	—	5	8*	10*	10*
Тест «множества»	2	—	3	—	4	3	5	4

* — достоверно выше случайного уровня, $p \leq 0,05$

Когда правильным решением был выбор ранее не подкреплявшегося стимула (пара стимулов 3 & 4), правильный, больший по размеру стимул выбрали 2 из 5 птиц в группе «больше» и 2 из 3 птиц в группе «меньше». Оставшиеся 3 птицы в группе «больше» и 1 птица в группе «меньше» выбирали стимулы на случайном уровне (табл. 2). Эти результаты обозначают, что после обучения птиц с использованием 4 пар предметов информация о подкреплении конкретных признаков становится не столь значимой, как после обучения на двух парах предметов. Птицы достигают более высокого уровня обобщения по относительным признакам.

Тест «цвет» — предъявление стимулов нового цвета.

Одна птица из трех, протестированных в группе «больше», и обе птицы в группе «меньше» успешно выбрали правильные стимулы нового цвета, т. е. решили тест. Доля правильных решений у двух оставшихся птиц из группы «больше» не превышала случайного уровня (табл. 2). Это может означать, что после обучения выбору большего / меньшего предмета из двух предъявленных с использованием четырех пар стимулов, только часть птиц была способна перенести правило выбора «большего» на стимулы нового цвета, не использовавшиеся при обучении.

Тест «цвет-форма» — предъявление стимулов новой формы и цвета.

В группе «больше» больший предмет успешно выбрала одна птица из трех, в группе «меньше» это были все три птицы. Доля правиль-

ных решений у двух птиц из группы «больше» не превышала случайного уровня (табл. 2). Это означает, что после обучения выбору большего / меньшего предмета из двух с использованием четырех пар стимулов часть чаек была способна перенести правило выбора большего (или меньшего) предмета на новые стимулы той же категории.

Тест «множества» — предъявление стимулов другой категории.

Этот тест не смогла правильно решить ни одна птица из обеих групп (табл. 2). Это означает, что после обучения выбору большего / меньшего предмета из двух предъявленных с использованием четырех пар стимулов чайки были неспособны перенести правило выбора на стимулы другой категории.

Полученные в настоящем исследовании данные свидетельствуют о том, что предложенный нами экспериментальный подход является адекватным методом исследования когнитивных способностей птиц, гнездящихся в колониях (в нашем случае — серокрылых чаек) в их естественной среде обитания. Наши эксперименты показали, что серокрылые чайки способны к формированию обобщения по относительным признакам стимулов «больше» и «меньше». Это подтверждает представление о том, что способность к обобщению — базовой операции мышления — является универсальной способностью, присущей представителям разных, в том числе эволюционно древних, таксономических групп животных (Зорина, Смирнова в настоящей книге). Ранее способность к переносу правила выбора на стимулы той же категории (незначительно отличающиеся от использованных при обучении) была продемонстрирована не только у высокоорганизованных представителей класса птиц — врановых и попугаев [Зорина, Смирнова 1995; 2008; в настоящей книге; Pepperberg 2000; Emery 2006], но и у голубей. В частности, показано, что голуби, обученные в тесте на выбор по сходству с образцом выбирать цветные картинки, при тестировании способности к «переносу правила выбора» успешно выбирали новые, не использованные при обучении стимулы нового цвета [Katz, Wright 2006].

Животные большинства исследованных видов не способны к переносу усвоенного правила выбора на стимулы другой категории, т. е. на такие стимулы, которые заведомо сильно отличаются от стимулов, использованных при обучении [Zentall 2008]. Такой уровень обобщения оказался недоступным и для голубей. Было показано, что в тесте на выбор по сходству с образцом голуби, которых обучили выбирать стимулы, сходные с образцом по цвету, не решали тест, если стимулы различались не по цвету, а по типу штриховки, этой задаче они обучались заново [Wilson et al. 1985b]. В качестве единственного исключения нужно упомянуть работу Ломбарди [Lombardi 2008], в которой использова-

ли нестандартную методику и в которой некоторые голуби, обученные выбирать стимулы по сходству цвета, смогли правильно установить сходство с образцом и по форме. Представители семейства врановых птиц способны к переносу правила выбора на другую категорию стимулов [Wilson 1985b]. Например, галки, обученные выбору по сходству с образцом стимулов разного цвета, в тесте на перенос правильно выбирали сходные стимулы с разными типами штриховок [Ibid.].

В отличие от высокоорганизованных врановых птиц, чайки в наших опытах, так же как и голуби в опытах других авторов, не решали тест на перенос правила выбора на стимулы другой категории — т. е. на выбор одного из двух типов множеств, которые также были «больше» или «меньше», но по числу элементов (эксперимент 2, табл. 2). Данный тест представляет для птиц большую сложность, о чем свидетельствует тот факт, что даже серые вороны и молодые венесуэльские амазоны не всегда могут с ним справиться. Так, в опытах Смирновой и др. [1998] серые вороны, успешно усвоившие правило выбора стимулов по сходству цвета, смогли безошибочно выбирать по сходству с образцом стимулы двух новых категорий — арабские цифры и множества, но только после дополнительного обучения.

Важно отметить, что степень обобщенности сформированного правила выбора сильно зависит от особенностей процедуры обучения и числа стимулов, использованных для обучения [Lazareva et al. 2008; Lombardi 2008]. У чаек обобщение информации об относительных признаках стимулов «больше/меньше» произошло в результате обучения с использованием всего двух пар стимулов (эксперимент 1, табл. 1). Эти данные согласуются с результатами, полученными для голубей [Marsh 1967] и серых ворон. Однако, после обучения с использованием не двух, а четырех пар стимулов решение тестов с новыми комбинациями стимулов, использованных при обучении, было намного успешнее (Табл. 1 и 2). Аналогичные результаты были получены ранее в опытах на голубях [Lazareva et al. 2008]. Несколько групп голубей обучали выбирать больший (или меньший) стимул из пары при использовании одной, двух и трех пар стимулов. Тест на перенос, когда правильным был выбор ранее неподкрепляемого стимула, решили только те птицы, обучение которых проводили с использованием двух и трех пар стимулов. Уровень правильных решений у голубей, обучение которых проводили на одной паре стимулов, не превышал случайного уровня [Ibid.].

Как показали результаты тестов на перенос в эксперименте 2 («цвет», «цвет-форма» и «множества»), чайки обладают низким уровнем способности к обобщению по относительным признакам «больше» и «меньше». Птицы этого вида способны переносить правило

выбора только на стимулы той же категории, в этом они не отличаются от голубей, обладающих сходным уровнем развития мозга.

Уровень развития способности к обобщению является объективным показателем развития рассудочной деятельности у животных. Это позволяет предположить, что очень пластичное поведение чаек в природе опосредуется иными механизмами, не связанными с рассудочной деятельностью этих птиц. Чтобы попытаться выяснить, каким же образом распространяются навыки внутри популяции колониальных чаек, мы провели следующее исследование.

4. Изучение способности чаек к обучению путем наблюдения. Проведение экспериментов на чайках непосредственно в колонии — в их естественной среде обитания — подсказало нам идею исследования еще одного аспекта когнитивных способностей этих птиц. Дело в том, что во время проведения экспериментов птицы-соседи по гнездовым территориям, как правило, находились поблизости и имели возможность наблюдать за поведением обучаемых особей. Мы запланировали оценить, способны ли серокрылые чайки к обучению путем наблюдения за поведением сородичей в колонии [Obozova et al. 2010a].

Социальное обучение как видоизменение уже существующих форм поведения и приобретение совершенно новых навыков путем наблюдения за действиями сородичей является, вероятно, одной из универсальных форм обучения. Она была обнаружена у представителей разных таксономических групп животных, включая беспозвоночных [Heys 1994; Fiorito, Scotto 1992]. И это не удивительно, так как способность к социальному обучению расширяет диапазон адаптивных возможностей вида, позволяя успешнее приспосабливаться к постоянно меняющимся условиям окружающей среды.

Исследования способности животных к обучению путем наблюдения проводят преимущественно в условиях лабораторного эксперимента [Campbel et al. 1999; White 2007]. Для этого, как правило, животное-демонстратора обучают определенным манипуляциям с неким объектом, а затем тестируют, в какой мере этот навык был усвоен животным-наблюдателем. Именно в лабораторных экспериментах были сделаны важнейшие выводы о механизмах и стратегиях социального обучения [Dawson 1965; Fritz 1999; Campbel et al. 1999; Fawcett 2002; White 2007]. Исследований на животных, находящихся в их естественной среде обитания, значительно меньше [Фирсов 1977; Дерим-Оглу, Егорова 1982; Tornton et al. 2010; Benson-Amram et al. 2011]. Однако именно полевые исследования могут доказать су-

существование такой формы поведения в природе, выяснить ее роль и значение для конкретного вида.

Интерпретация результатов полевых экспериментов, несомненно, сопряжена с рядом трудностей. Так, иногда сложно определить, является ли изучаемый навык абсолютно новым или он связан с активацией врожденной программы поведения (см. [Резникова 2005; Madden 2008]). В связи с этим условия проведения эксперимента следует максимально контролировать, а задачи, которые предлагают животному для решения, заведомо не должны входить в поведенческий репертуар данного вида. Практически все когда-либо исследованные виды птиц оказались в той или иной степени способны к разным формам социального обучения [Fritz 1999; Huber et al. 2001; White 2007; Fawcett 2002; Campbel et al. 1999; Dawson 1965]. Даже представители семейства птиц с низким уровнем структурно-функциональной организации мозга (голубиные и куриные) оказались способны к подражанию. Подражание, т. е. точное повторение действий демонстратора, считают одной из наиболее сложных форм социального обучения. Птицы способны обучаться путем наблюдения за поведением не только конспецификов, но и представителей других видов [Seppanen, Forsman 2007; Lefebvre, Bouchard 2003]. По данным ряда авторов, уровень развития этой способности связан с уровнем социальной организации вида — более социальные виды птиц обучаются, наблюдая за конспецификами, успешнее чем это делают менее социальные [Lefebvre et al. 1996].

Для того чтобы выяснить, могут ли чайки обучаться путем наблюдения за своими сородичами, мы выбрали задачи, которые, во-первых, были достаточно просты для освоения, а во-вторых, птицы-наблюдатели могли их освоить только в результате обучения путем наблюдения, но не как следствие реализации врожденной программы поведения. В первом эксперименте птиц-демонстраторов обучали добывать корм из коробки, куда его на их глазах помещали. Во втором эксперименте птицы-демонстраторы на глазах у сородичей обучались выбирать красный куб из четырех разноцветных.

Эксперименты проводили на 20 самцах серокрылых чаек.

В колонии чаек выделили шесть удаленных друг от друга экспериментальных участков. Каждый из них включал гнездовой участок птицы-демонстратора, к которому примыкали от 2 до 6 гнездовых участков птиц-наблюдателей. Границы территорий соседствующих участков определяли по местам, где птицы осуществляли демонстрации защиты территории. На каждом гнездовом участке размещали подставку из дерева высотой 40 см и диаметром около 30 см (рис. 2).

Птиц-демонстраторов обучали добывать приманку, на их глазах помещенную экспериментатором в непрозрачную коробку без крышки ($20 \times 20 \times 20$ см), которую размещали на подставке. При этом птица, находящаяся на земле, не могла видеть ее содержимое. Экспериментатор на глазах у птицы помещал внутрь коробки приманку — куски рыбы. Как правило, птица не проявляла интереса к скрывшейся внутри коробки приманке, и тогда экспериментатор проводил дополнительную демонстрацию — доставал приманку и помещал ее на виду у птицы на край коробки. После этого чайка тут же съедала рыбу. Последующие предъявления задачи проводили аналогично первому до тех пор, пока птица не начинала сама добывать корм (сбивая коробку с подставки). Обучение проводили до тех пор, пока птица не доставала рыбу, скрытую в коробке, пять раз подряд без ее дополнительной демонстрации. Выше мы упоминали, что если чайка хоть раз самостоятельно добывала корм из коробки, то далее она делала это безошибочно. Четыре последующих предъявления мы проводили для того, чтобы дать возможность птице-наблюдателю отследить процесс.

Ту же задачу предъявляли птицам-наблюдателям после пяти эпизодов успешного решения задачи демонстратором. Если птица не проявляла интереса к скрывшейся внутри коробки приманке, то экспериментатор обучал ее доставать корм так же, как обучал раньше птицу-демонстратора. Фиксировали число предъявлений, потребовавшихся чайке-наблюдателю для первого успешного решения (после такого решения далее птицы всегда делали это безошибочно).



Рис. 2. Один из шести экспериментальных участков колонии чаек, включающий гнездовой участок демонстратора (1), окруженный гнездовыми участками наблюдателей (2, 3 и 4)

Для того чтобы научиться добывать корм из коробки, пяти чайкам-демонстраторам понадобилось 11, 23, 27, 31 и 37 предъявлений. На некоторых экспериментальных участках чаек-наблюдателей (№ 5 и № 6) по различным причинам протестировать не удалось. На участке № 5 птицы-наблюдатели не участвовали в эксперименте из-за их

повышенной пугливости. Птиц-наблюдателей на участке № 6 не тестировали, поскольку птица-демонстратор с этого участка решила задачу без обучения. 7 из 14 птиц-наблюдателей (экспериментальные участки № 1—4) добывали корм из непрозрачной коробки без обучения — при первом же предъявлении задачи. Шесть птиц справились с задачей после двух предъявлений. Только одной птице для решения задачи потребовалось столь же длительное обучение (25 предъявлений), как и птицам-демонстраторам (Табл. 3). Причина этого могла заключаться в том, что она, возможно, не следила за поведением демонстратора. Среднее число предъявлений, потребовавшихся чайкам-наблюдателям для решения задачи, достоверно отличалось от среднего числа предъявлений, потребовавшихся чайкам-демонстраторам (тест Манна-Уитни, $p = 0,003$; $Z = 3,01$).

Таким образом, 13 из 14 чаек, наблюдавших за процессом обучения других птиц, оказались способны практически без обучения добывать приманку, скрытую у них на виду в непрозрачную коробку.

Таблица 3

Результаты эксперимента 1.

Число предъявлений, потребовавшееся чайкам-демонстраторам и чайкам-наблюдателям для решения задачи

Участок демонстратора	Обучение чаек-демонстраторов: число предъявлений задачи, необходимых для ее решения	Тестирование чаек-наблюдателей: число предъявлений, необходимых для решения задачи					
		Птицы-наблюдатели					
1	15	25	1	3	1	1	1
2	27	3	3				
3	31	3	3				
4	35	1	3	1	1		
5	41	не тестировали					
6	1	не тестировали					

Способность чаек к обучению путем наблюдения исследовали также с помощью выработки дифференцировки стимулов по цвету.

В качестве птиц-демонстраторов использовали 6 чаек. Этим птиц ранее обучали искать корм в серии дифференцировок с выбором большей или меньшей из шести коробок-стимулов (смотри выше).

В колонии чаек выделили два удаленных друг от друга экспериментальных участка. Как и в предыдущем эксперименте, каждый из

них включал гнездовой участок птицы-демонстратора, к которому примыкали по 2 участка птиц-наблюдателей. Границы территорий соседствующих птиц выявляли так же, как и в первом эксперименте.

На гнездовом участке чайки-демонстратора устанавливали четыре деревянные подставки (высота 40 см и диаметр около 30 см). Подставки располагали в ряд на расстоянии 20 см друг от друга. На каждую из подставок помещали по одному полному пластиковому кубу ($7 \times 7 \times 7$ см) разных цветов (красный, желтый, зеленый, синий), но одного размера. Кубы помещали на подставку всегда в одном и том же порядке. Приманку (кусоч рыбы) помещали только в красный куб. Местоположение красного куба в каждом следующем предъявлении меняли в квазислучайном порядке. Чайку-демонстратора обучали выбирать красный куб из четырех разноцветных. Обучение проводили до тех пор, пока птица-демонстратор не достигала критерия обученности — выбирала красный куб не менее пяти раз подряд (биномиальный тест, $p < 0,0001$).

Птиц-наблюдателей начинали тестировать после того, как птица-демонстратор достигала критерия обученности. Им предъявляли ту же задачу. Для того чтобы предотвратить обучение в ходе теста и возможность ориентации по запаху, приманку помещали в каждый из четырех кубов. Фиксировали результат первого выбора птицы-наблюдателя (табл. 4).

Как показано в таблице 4, для достижения критерия обученности чайкам-демонстратором понадобилось 12 и 15 предъявлений. В отличие от них, три из четырех птиц-наблюдателей решили задачу без обучения — при первом же предъявлении четырех кубов разного цвета они выбирали красный (биномиальный тест, $p < 0,01$).

Таблица 4

Результаты эксперимента 2.

Число предъявлений, потребовавшееся чайкам-демонстраторам для достижения критерия обученности, и результат решения задачи чайками-наблюдателями при первом ее предъявлении

Опытный участок №	Обучение чаек-демонстраторов: число предъявлений, необходимых для решения задачи	Тестирование чаек-наблюдателей: результат решения задачи при первом ее предъявлении	
		Птицы-наблюдатели	
1	12	+	+
2	15	+	—

* + — выбор правильного стимула

Полученные в этих экспериментах данные впервые дали характеристику когнитивных способностей чаек, которые практически не были изучены.

Чайки-демонстраторы достаточно успешно обучились задаче на дифференцировку стимулов по цвету. Для этого им потребовалось 12 и 15 предъявлений. Интересно отметить, что простому пищедобывательному навыку (добыванию приманки из непрозрачной коробки) они обучались с той же скоростью.

Тестирование показало, что 13 из 14 чаек-наблюдателей решили задачу на поиск скрытой приманки с первого или третьего предъявления, в то время как птицам-демонстраторам понадобилось для этого 15 — 41 предъявление задачи. Следовательно, решению этой задачи чайки могут научиться путем наблюдения. Задачу на дифференцировку стимулов по цвету 3 из 4 наблюдателей решили при первом ее предъявлении, в то время как птицам-демонстраторам понадобилось для этого 12 и 15 предъявлений.

Таким образом, мы получили доказательство того, что колонизальные птицы, образ жизни которых предполагает тесное соседство особей в колонии в период размножения, способны обучаться, наблюдая за своими соседями-сородичами. Тот факт, что в колонии серокрылых чаек возможна передача навыков от одной особи к другой, работает в пользу гипотезы «информационного центра», которая предполагает наличие обмена полезной информацией между особями в скоплениях птиц — в ночевочных скоплениях, а также в колониях в период размножения [Ward, Zahavi 1973]. Можно предположить, что способность к быстрому обучению путем наблюдения за конспецификами является одним из факторов, лежащих в основе высоких адаптивных возможностей чаек.

Полученные в этих экспериментах данные впервые дали характеристику когнитивных способностей чаек, которые практически не были изучены ранее. Нами было показано, что серокрылые чайки способны к обучению путем наблюдения, были получены данные об одной из универсальных когнитивных способностей — object permanence, о способности к обобщению по относительным признакам больше и меньше.

Данная работа представляет собой новый опыт полевого исследования когнитивных способностей у чаек в их природной среде обитания. Разработанный нами подход позволяет всесторонне охарактеризовать спектр когнитивных возможностей этого вида в природных условиях с использованием лабораторных методик.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00891а).

Выражаем искреннюю благодарность Ю. Б. Артюхину, без постоянной помощи которого пребывание на острове Топорков и проведение экспериментов было бы невозможным. Также благодарим директора ГПБЗ «Командорский» Н. Н. Павлова и сотрудников заповедника, особенно старшего инспектора отдела охраны В. П. Чикунова за поддержку в работе.

Раздел 5

Исследование аудиогенной
эпилепсии
и нарушений мозгового
кровообращения
у крыс линии
Крушинского-Молодкиной

АУДИОГЕННАЯ ЭПИЛЕПСИЯ — БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФЕНОМЕН И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ЭПИЛЕПСИИ У ЧЕЛОВЕКА

*И. И. Полетаева, И. Б. Федотова, Н. М. Сурина,
З. А. Костына*

1. ВВЕДЕНИЕ

Исследование биологических и генетических моделей эпилепсии человека важно прежде всего для понимания этиологии этого тяжелого психического расстройства, а также для изучения молекулярных и биохимических основ его патогенеза. Важную роль эти модели играют и в анализе эффективности и механизма действия фармакологических противосудорожных препаратов, получении сведений о генезе (эпилептогенезе) эпилептических припадков и поиска генов, контролирующих такого рода состояния ([Reigel et al. 1986; Dailey et al. 1996; Федотова и др. 1996; Косачева и др. 1998; Ross, Coleman 2000] и др.). Таких работ — т. е. исследований с использованием генетических моделей аудиогенной эпилепсии (линий крыс и мышей с повышенной реакцией на действие сильного звука) — становится все больше. Обращение к базе данных PubMed по сочетанию ключевых слов «anticonvulsant and audiogenic and model» дает более 100 работ, опубликованных за последнее время по данной теме.

Кроме своей практической значимости, исследования аудиогенной эпилепсии (далее АЭ) у грызунов интересны и тем, что она до сих пор остается почти загадочным и плохо понятым биологическим и генетическим феноменом. Биологическая значимость повышенной звуковой чувствительности грызунов для их выживания никогда не вызывала сомнений, но связано ли это явление с АЭ? Ответа на этот вопрос пока нет. В данной статье представлены, главным образом, результаты исследований АЭ у крыс полученной в результате селекции в МГУ линии КМ (Крушинского-Молодкиной), которые проводятся уже на протяжении более шестидесяти лет. Обсуждаются также общие биологические механизмы аудиогенных припадков. Мы надеемся, что разрешение некоторых вопросов генеза АЭ у животных даст

возможность приблизиться к пониманию причин не только эпилепсии, но и других психических расстройств у человека.

С середины XX века исследования АЭ у грызунов шли параллельно с развитием и совершенствованием нейробиологических методов. То же самое происходит и в настоящее время — для исследования АЭ всегда использовали все новые на тот период биоинженерные, генетические и др. технологии. Значимость этих исследований для медицинской теории, практики и особенно для разработки фармакологических средств, корректирующих тяжелые нейропсихические расстройства у человека, трудно переоценить. В настоящем сборнике представлена также статья Фадюковой и др., в которой анализируются особенности мозгового кровообращения у крыс линии КМ. Это еще одно традиционное направление анализа особенностей крыс линии КМ, которые, как доказано многочисленными исследованиями профессора В. Б. Кошелева и его коллег, являются также и адекватной моделью для исследования расстройств мозгового кровообращения.

2. ОСНОВНЫЕ ПРИЗНАКИ АЭ У КРЫС ЛИНИИ КМ И ГРЫЗУНОВ ДРУГИХ ВИДОВ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

О повышенной «чувствительности» к звуку крыс и мышей, проявляющейся в виде эпилептиформных припадков, известно достаточно давно. Наиболее полно результаты экспериментов в этой области изложены в ряде обзоров [Ross, Coleman 2000; Семиохина и др. 2006]. Как показали многолетние исследования, развитие аудиогенного эпилептиформного припадка у грызунов обусловлено не только особенностями слуховых проводящих путей, но также и отклонениями в функции центральных отделов, причем не только относящихся к акустическому пути [Garcia-Cairasco et al. 2002].

Аудиогенный судорожный припадок у мышей первым наблюдал еще в 1920-х гг. сотрудник лаборатории И. П. Павлова Н. П. Студенцов, ставший впоследствии известным благодаря тому, что он якобы наблюдал «наследование условных рефлексов» (*Крушинский Л. В.* Наследуются ли условные рефлексы? // URL: www.scorcher.ru/neuro/neuro_sys/inheritance/inheritance1.php).

Такие же эпилептические припадки были описаны в популяции лабораторных крыс, содержащихся в Вистаровском институте (Пенсильвания, США) в самом начале работы по выведению генетически однородных (инбредных) линий грызунов (см. [Krushinsky et al. 1970]).

Приступы АЭ при воздействии сильного звукового раздражителя были также обнаружены и у грызунов других видов. В середине 1940-х гг. АЭ была описана у мышей линии DBA/2J [Hall 1947], спустя десятилетие — у мышей еще нескольких инбредных линий, а также у беспородных животных [Fuller, Smith 1953]. В начале 1950-х гг. удалось получить линию белых мышей [Frings, Frings 1953], названную по фамилии авторов «Frings», которую почти через пятьдесят лет успешно использовали для идентификации гена *mass-1* (Monogenic Audiogenic Seizure-susceptible gene) [Skradski et al. 2001]. В 1976 г. на мышах был проведен селекционный эксперимент [Chen, Fuller 1976], цель которого заключалась в изучении взаимосвязи между «врожденными» аудиогенными припадками и припадками, индуцированными так называемым «праймингом» (см. далее).

Выведена линия предрасположенных к АЭ хомячков, которая также служит предметом нейрохимического и нейроанатомического анализа (с основным вниманием к структурам четверохолмия) [Fuentes-Santamaría et al. 2005; 2008; Prieto-Martín et al. 2012].

В 1948 г. сотрудники Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова Л. В. Крушинский, Л. Н. Молодкина и Д. А. Флёсс приступили к селекции крыс на высокую предрасположенность к «звуковым припадкам». Результаты этой работы с подробным описанием картины развития аудиогенного приступа были впервые опубликованы авторами в 1949 г. в сборнике «Успехи современной биологии» (т. 28, № 4, с. 108—133). Полученная ими линия крыс с высоким уровнем чувствительности к звуку была названа по фамилиям ее создателей — КМ (Крушинского-Молодкиной). Однако результаты этих работ стали широко известны зарубежным исследователям лишь после 1964 г., т. е. после выхода монографии Л. В. Крушинского и его статей на английском языке [Крушинский 1962; Krushinsky 1963; 1964]. Начиная с середины 1950-х годов крыс линии КМ стали широко использовать в качестве экспериментальной модели эпилепсии и кататонического синдрома, в т. ч. и в фармакологических исследованиях (см. [Семиохина и др. 2006; Федотова и др. 2008] и др.). В 1940—50-х гг. авторы старались избегать описания генетических аспектов наблюдаемого ими явления из-за официального запрета генетических исследований в СССР, продолжавшегося вплоть до начала 1960-х гг. После устранения запрета такие исследования АЭ у грызунов были выполнены и опубликованы, см. [Семиохина и др. 2006]. В настоящее время линия поддерживается путем братско-сестринского скрещивания, и она прошла уже около 50 поколений инбридинга.

Аудиогенный припадок и сопутствующие ему явления фенотипически идентичны у крыс, селективированных по этому признаку в разных лабораториях мира — в России, США, Франции, Бразилии и КНР [Семехина и др. 2006; Garcia-Cairasco 2002; Consroe et al. 1979; Depaulis et al. 1990; Zhang L.-X. et al. 1993]. Специфический «паттерн» припадка характеризуется последовательными фазами: сильным двигательным возбуждением, судорогами, а после окончания приступа каталептоидным состоянием, а также изменениями уровней ряда метаболитов в ЦНС. Описание аудиогенного припадка у крыс будет дано ниже.

Картина аудиогенного припадка у лабораторных мышей имеет значительное сходство с таковой, описанной у крыс. После воздействия сильного звука (около 100 db) у мышей отмечен высокий процент гибели животных, обусловленной, как правило, остановкой дыхания [Tupal, Faingold 2006]. Наиболее полно в этом отношении изучены мыши линии DBA/2J, наивысшую звуковую чувствительность у которых наблюдают в третьей декаде первого месяца жизни, далее происходит снижение экспрессивности этого признака к 40—45 дням постнатального развития. Мыши Frings, селективированные по этому же признаку еще в начале 1950-х гг., напротив, обнаруживают такую предрасположенность в более зрелом возрасте [Klein et al. 2004]. В конце 1990-х гг. склонность к аудиогенным припадкам была обнаружена у мышей линии 101/HY, имеющих мутантный локус *mut-1*, контролирующей повышенную «ломкость» хромосом к действию некоторых химических соединений. У мышей этой линии АЭ обнаруживается в максимальном объеме у взрослых животных [Полетаева и др. 1996].

2.1. Фенотипические проявления аудиогенной эпилепсии

В настоящее время судорожный припадок после воздействия сильного звука у крыс линии КМ развивается почти у 100 % животных. Он начинается с сильного двигательного возбуждения (очень быстрого бега) через 2—3 сек. после включения звука, за которым следуют клонико-тонические судороги, возникающие в пределах 7—9 сек. от начала эксперимента.

На первой стадии приступа интенсивная двигательная активность животного в закрытой экспериментальной камере, как правило, сопровождается и интенсивными прыжками. В англоязычной литературе эту фазу нередко называют *wild run* — «диким» или неконтролируемым бегом. У некоторых крыс эпилептический аудиогенный припадок может далее не развиваться, и животное постепенно воз-

вращается в свое нормальное физиологическое состояние. В этих случаях можно говорить о невысоком уровне предрасположенности к звуку, и таких животных по 5-балльной шкале оценки тяжести припадка включают в группу с баллом «1». Эпилептическая природа этого «бега», вызванного сильным звуком у предрасположенных к АЭ крыс, подтверждается тем, что уже при первом предъявлении звука индуцируется экспрессия гена *c-fos* в подкорковых структурах, участвующих в генезе аудиогенных судорог [Simler et al. 1994]. «Эпилептическая» природа начальной стадии аудиогенного приступа была признана и другими авторами [Fehr et al. 2004], назвавшими эту фазу приступа «clonic run» — «клоническим бегом». В то же время в более ранних работах было показано, что стадия двигательного возбуждения имеет «смешанную» природу, т. е. интенсивные неконтролируемые движения и прыжки животного могут быть результатом не только изменений, типичных для эпилептических припадков, но и иметь как компонент элементы реакции избегания. Компонент «избегания» на стадии двигательного возбуждения был продемонстрирован в экспериментах, в которых крысам предоставляли возможность покинуть камеру с источником сильного звука. Однако такую реакцию наблюдали лишь у части животных [Plotnikov 1963; Флёсс, Салимов 1974]. Исследования последнего десятилетия подтвердили взаимосвязь между этими двумя проявлениями поведенческих реакций. Н. Гарсия-Кайраско [Garcia-Cairasco 2002] провел детальный анализ этого феномена у грызунов, используя данные по химической провокации аудиогенных припадков (в этих случаях химические вещества инъецируют в определенные области мозга и анализируют механизм развития индуцированного припадка). Он пришел к заключению, что припадки, индуцированные химическими соединениями, введенными непосредственно в нижнее двухолмие, сходны с припадками АЭ и действительно являются результатом частичного перекрытия «конвульсивных» и «аверсивных» реакций.

Дано сравнительное описание паттерна приступа АЭ у предрасположенных к АЭ (линия WAR) и резистентных к звуку крыс Вистар, эпилептические припадки у которых развивались только после введения химических веществ в нижнее двухолмие и структуры среднего мозга [Garcia-Cairasco 2002]. Было показано, что крысам линии WAR присущи как общие, так и специфические признаки приступа АЭ.

Грызуны всех линий с предрасположенностью к АЭ нередко демонстрируют «двухфазность» (по терминологии Л. В. Крушинского — «двухволновость») первой стадии припадка, когда двигательное возбуждение у животного внезапно прекращается, наступает тормоз-

ная фаза, и в течение нескольких секунд они остаются неподвижными, после чего двигательная активность может возобновиться вновь. В большинстве случаев после стадии двигательного возбуждения наступают клонические, а затем клонико-тонические и тонические судороги, сопровождающиеся экстензией конечностей. После окончания судорог животное, как правило, постепенно возвращается к своему нормальному состоянию, хотя у крыс может развиваться или каталептоидное состояние (см. ниже), или продолжительное двигательное возбуждение, которое можно охарактеризовать как «двигательные припадки», фенотипически несколько отличающиеся от начальной фазы двигательного возбуждения. Их природа по крайней мере у крыс линии КМ все еще недостаточно изучена. Возможно, что такой тип двигательного «затяжного возбуждения» можно рассматривать как фенотипический эквивалент пролонгированного аномально высокого двигательного возбуждения.

2.2. Предрасположенные к АЭ животные разных генетических линий

У склонных к АЭ крыс, селекционированных в разных странах, наблюдают почти полное фенотипическое сходство аудиогенного припадка и сопутствующих ему признаков. Он характеризуется специфическим паттерном последовательных стадий — аудиогенным возбуждением, последующим каталептическим состоянием и изменениями уровней ряда метаболитов в мозге.

Коротко история выведения предрасположенных к АЭ генетических линий крыс следующая: в конце 1940-х — начале 1950-х годов появилось несколько статей по аудиогенной чувствительности крыс из популяции аутбредного стока Wistar. Последующие исследования показали, что в популяции Wistar около 20—25 % животных имеют предрасположенность к развитию аудиогенного припадка низкой интенсивности, демонстрируя лишь фазу двигательного возбуждения. В конце 1950-х годов учеными из Аризонского университета, США (Albert Picchioni и Lincoln Chin) были выведены предрасположенные к АЭ крысы, получившие затем названия GEPR-3 и GEPR-9 (Genetic Audiogenic Prone Rats) (см. обзоры [Consroe et al. 1979; Jobe et al. 1995]). Позднее, в 1990-е годы в Страсбурге были получены крысы WAS-GAERS (Wistar Audiogenic Epilepsy Susceptible Rats, см. [Depaulis et al. 1990]), а в Сан-Пауло (Бразилия) — крысы линии WAR (Wistar Audiogenic Rats) ([Doretto et al. 2003; Garcia-Cairasco 2002], и др.). В КНР анализируются биохимические особенности предрасположенной к АЭ линии P77PMC ([Zhang L. X. et al. 1993] и др.).

Предпосылкой успешности селекции крыс на высокую предрасположенность к АЭ была генетическая изменчивость этого признака, что и позволило создать несколько высокочувствительных к звуку линий. Исходными аутбредными популяциями для такого рода селекции стали по меньшей мере три популяции лабораторных крыс — Wistar, Long-Evans и Sprague-Dawley.

У крыс Вистар положительная селекция на предрасположенность к АЭ была проведена не менее трех раз. В результате этих экспериментов появились крысы уже упоминавшихся линий — KM, WAS-GAERS и WAR [Simler et al. 1994; Doretto et al. 1994; 1998; 2009; Garsia-Cairasco 2002; Garcia-Cairasco et al. 2002].

Крысы Лонг-Эванс почти не обнаруживают АЭ. Индуцированные сильным звуком судороги у этих крыс, как и у всех аудиогенно-резистентных крыс, можно наблюдать, только подвергая их предварительно действию звука в раннем постнатальном периоде жизни (т. е. процедуре «прайминга») [Ross, Colemann 1999]. Тем не менее путем селекции из популяции крыс Лонг-Эванс Т. Калинина и А. Волкова (Ин-т фармакологии РАМН) вывели линию крыс, склонных к АЭ, со 100 % пенетрантностью и высокой степенью экспрессивности признака. Этих крыс в течение ряда лет успешно разводили, однако затем этот сток был утрачен из-за проблем с их размножением. Удалось опубликовать лишь одну статью с описанием результатов экспериментальной работы, проведенной с использованием этих животных [Сурина и др. 2011]. Линии крыс GEPRs [Consroe et al. 1979] были выведены на основе аутбредной линии Спрэг-Доули (Sprague-Dawley).

В каждом из описанных экспериментов был отмечен быстрый селекционный ответ, который привел к созданию жизнеспособной и долговечной лабораторной популяции предрасположенных к АЭ животных с высокой пенетрантностью и экспрессивностью признака. Пенетрантность и экспрессивность этого признака были по-разному выражены у крыс с разным происхождением — они были выше у потомков Вистар, и ниже — у крыс, ведущих свое происхождение от Спрэг-Доули [Kurtz et al. 2001]. В целом эти данные свидетельствуют о том, что аллели локусов, определяющих предрасположенность к припадкам, не оказывают вредного воздействия на общее неврологическое и/или соматическое состояние животных. Хотя необходимо заметить, что крысы одной из наиболее «старых» линий — KM, прошедшие с 1947 г. до настоящего времени около 150 поколений селекции, в том числе — около 50 поколений инбридинга, имеют низкую фертильность и значительную задержку начала репродуктивного возраста (3,5—4 мес. вместо 2 мес.).

Аудиогенные припадки описаны также у крыс WAG/Rij — линии, обнаруживающей «абсансы» — периодические периоды «застывания», сопровождающиеся эпилептиформной ЭЭГ активностью [Kuznetsova et al. 1996]. В работе Мидзяновской и др. [Midzianovskaia et al. 2004] было показано, что примерно у трети крыс этой линии в ответ на сильную звуковую стимуляцию развивается судорожный припадок низкой интенсивности, стадия же тонических судорог обнаруживалась у этих крыс крайне редко. У крыс линии GAERS также выявляются эпилептиформные приступы по типу «абсансов». В картине припадка у крыс этих линий имеется определенное сходство [Onat et al. 2007], хотя степень их родства в литературе не уточняется.

2.3. Структуры мозга, вовлеченные в развитие аудиогенного припадка

Аудиогенный приступ начинается со специфического возбуждения, иррадиирующего в стволовые структуры мозга, главным образом в нижнее двухолмие. Это было многократно продемонстрировано при исследовании крыс линий GEPR [Millan et al. 1988; N’Gouemo, Faingold 1998; 1999; Faingold 1999], линий WAR и WAS, а также мышей с предрасположенностью к АЭ [Willott, Lu 1980; Garcia-Cairasco 2002; Garcia-Cairasco, Sabbatini 1991; Simler et al. 1994]. Экспериментально установлено, что билатеральные повреждения нижнего двухолмия, повреждения латеральной петли и нарушения связей между этими структурами блокируют экспрессию аудиогенного припадка как у крыс, так и у мышей ([Kesner 1966], цит. по [Garcia-Cairasco 2002; Garcia-Cairasco, Sabbatini 1991]).

Сопутствующая припадку АЭ эпилептическая активность была обнаружена в продолговатом мозге [Krushinski 1963; Krushinski et al. 1970], околосредовом сером веществе (PAG), черной субстанции среднего мозга [N’Gouemo, Faingold 1998; 1999], верхнем двухолмии [Doretto et al. 2009] латеральном коленчатом теле [Krushinski 1963; Ribak et al. 1994]. Однако она не была выявлена в гиппокампе и неокортексе [Merrill et al. 2005; Moraes et al. 2005; Семиохина и др. 2006]. Последнее было установлено как в электрофизиологических исследованиях, т. е. при записи ЭЭГ во время тонических и клонических судорог, так и при тестах на АЭ после хирургического удаления участков новой коры (оно не препятствовало развитию судорожного припадка в ответ на звук). Использование метода «распространяющейся депрессии» также подтвердило, что кора мозга не играет значимой роли в генезе АЭ [Семиохина 1969].

Наиболее детально паттерн развития аудиогенного припадка с изучением электрофизиологических показателей, экспрессии гена *c-fos*, изучения нейронного строения ствола мозга и влияния удаления отдельных мозговых структур описан у крыс GEPR-3 и GEPR-9 [Ribak et al. 1994; Doretto et al. 1994; 2009]. Основные структуры, участвующие в генезе аудиогенного приступа, показаны на схеме (рис. 1).

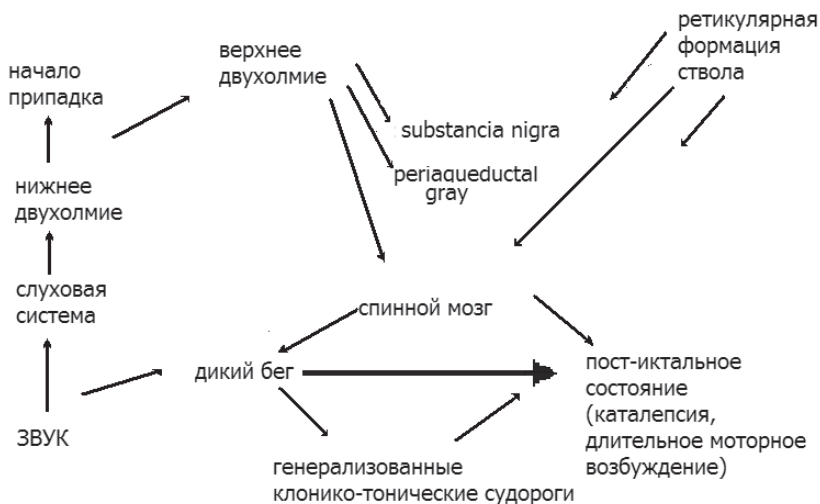


Рис. 1. Схематическое изображение участия стволовых структур мозга в развитии аудиогенного приступа (см. текст)

Следует все же отметить, что очаги кортикальной эпилептической активности при развитии приступов АЭ были обнаружены у мышей линии DBA/2J [Takao et al. 2006]. Можно предположить, что наблюдавшиеся авторами высоковольтные эпилептические потенциалы могли быть результатом электротонического распространения потенциалов в объемном проводнике. Изменения активности нейронов коры во время развития припадка наблюдали у мышей и при использовании маркеров активности глиальных клеток [Guillaume et al. 1991]. Именно с их помощью была обнаружена активация катехоламинергической системы ствола, что дает возможность предположить защитную роль неокортекса в развитии приступа АЭ.

Другим примером, не совпадающим с общепринятым мнением об отсутствии электрофизиологической активности в коре мозга во время фазы тонических судорог, стало исследование приступов АЭ, индуцированных введением метафита устойчивым к действию звука, т.е. не

предрасположенным к АЭ, крысам [Zivanovic et al. 1997]. Авторы показали, что судорожные припадки, развивающиеся в ответ на сильный звук после введения метафита (конкурентного антагониста NMDA-рецепторов) у крыс Вистар, проявлялись на кортикальной ЭЭГ в виде типичных для эпилепсии высоковольтных разрядов. Таким образом, по своим патофизиологическим проявлениям химически индуцированная АЭ несколько отличается от картины, характерной для приступа АЭ у линий крыс, генетически предрасположенных к АЭ.

Ключевая роль нижнего двухолмия в инициации и развитии фазы двигательного возбуждения изучена и с помощью электрофизиологии (ЭЭГ и оценка активности одиночных нейронов, [Faingold 1999]), и по картине обмена 2-дезоксиглюкозы [Clemmesen et al. 1988]. Детально исследована также картина экспрессии белка c-Fos у мышей [Klein et al. 2004] и крыс [Eells et al. 2004]. На первом этапе генерализованного эпилептического приступа происходит распространение возбуждения в верхнее двухолмие [Ribak et al. 1997]. С помощью иммуноцитохимических методов и *in situ* гибридизации в мозге у крыс линии GERP-9 на этой стадии припадка наблюдали значительное увеличение уровня ГАМК, и у них было повышено число ГАМК-ергических нейронов в центральном ядре верхнего двухолмия [Ribak, Morin 1995] по сравнению с «неэпилептическими» крысами Спрэг-Дули. Причем у этих крыс в нижнем двухолмии число мелких клеток диаметром менее 15 мкм было увеличено в гораздо большей степени в сравнении с нейронами других типов. У крыс линии КМ (т. е. в независимом селекционном эксперименте) также было зарегистрировано заметное увеличение числа нейронов, экспрессирующих ко-локализованные с GAD (декарибоксилазой глутаминовой кислоты) белки в двухолмии крыс 2-х, 4-х и 6-и недельного возраста (А. В. Ревущин, В. М. Лазарев, неопубликованные данные). Таким образом, можно говорить о существовании причинно-следственной связи этих цитоархитектонических особенностей нижнего двухолмия с АЭ.

Эксперименты, выполненные на переживающих срезах среднего мозга, показали, что важным моментом в распространении приступа АЭ является активация наружного ядра нижнего двухолмия, которая происходит при приходе возбуждения из центрального ядра [Ribak, Morin 1995].

Подробно показано, что эпилептические припадки, сходные с аудиогенными, могут быть спровоцированы микроинъекциями бикуккулина (антагониста ГАМК-А рецепторов) в центральное ядро нижнего двухолмия [Bagri et al. 1989; Terra, Garcia-Cairasco 1992]. После введения бикуккулина в нижнее двухолмие в большинстве слу-

чаев наблюдали сильное двигательное возбуждение, напоминающее таковое при АЭ, но фаза клонико-тонических судорог в этих случаях отсутствовала. Аналогичные результаты были получены при инфузии NMDA в эту же структуру мозга. Более интенсивные припадки АЭ обнаруживали у животных после введения NMDA в центральное вентральное ядро нижнего двухолмия или в дорсальное ядро этой структуры, они развивались при потенцирующем действии акустического раздражителя. В целом, эти реакции напоминают реакции нападения / бегства («нападай или беги»). Такую реакцию можно было прервать, если раздражали вентральную часть центрального ядра нижнего двухолмия [Garcia-Cairasco 2002]. После введения NMDA припадок почти всегда развивался еще до звуковой стимуляции и никогда не заканчиваются кульминационной стадией клонико-тонических судорог. Такие приступы можно было блокировать введением AP7 (2-amino-7-phosphono-heptanoate) при инъекции его в центральные или кортикальные ядра нижнего двухолмия до введения NMDA [Terra, Garcia-Cairasco 1994].

Обязательным условием для «сенсомоторной трансдукции в среднем мозге» возбуждения, вызывающего приступ АЭ, является активация связей между внутренними и наружными бугорками четверохолмия. Это означает, что связи между этими отделами уже находятся в состоянии аномального возбуждения еще до возникновения приступа АЭ [Garcia-Cairasco 2002]. Иными словами, критическим моментом не только для адаптивных реакций животного на сильный звук (испуг, бегство), но и для аудиогенных приступов является сохранность проекционных связей между верхними и нижними бугорками четверохолмия [Dutra Moraes et al. 2000]. В эту же цепь структур вовлечены и «неакустические» структуры ствола — околотоводопроводное серое вещество (PAG) и черная субстанция, активирующиеся во время припадка АЭ. Повреждения PAG, как правило, не влияют существенным образом на индуцированные бикуккулином аудиогенно-подобные приступы. Это может быть подтверждением того, что данная структура мозга не играет ключевой роли в «сенсомоторном» процессинге» таких припадков [Bagri et al. 1991]. Вентролатеральная область PAG, напротив, активно участвует в модуляции аудиогенного припадка у крыс GEPRs, и этот сложный механизм опосредуется NMDA, ГАМК и опиатами [N'Gouemo, Faingold 1998; 1999; Faingold 1999]. Билатеральное введение в *pars reticulata* черной субстанции крысам линии WAR клобазама полностью блокирует сходные с АЭ приступы, вызванные односторонними инъекциями бикуккулина в нижнее двухолмие [Terra, Garcia-Cairasco 1992]. Авторы полагают, что у крыс WARs генетиче-

ский дефект связан, в частности, либо с механизмом высвобождения ГАМК, либо с числом ГАМК-рецепторов (и/или с их специфичностью). У крыс GAEWRS блокирования такого припадка не происходило, что может быть связано с «неучастием» нигро-тентальных связей в развитии аудиогенного припадка [Depaulis et al. 1990].

Изучение особенностей ЭЭГ (вейвлет-анализ) в цепи структур *striatum — substantia nigra pars reticulata — superior colliculus* у крыс линии WAR показало, что эта система активно участвует в генезе судорожного припадка. Была высказана гипотеза, что эта цепь играет не последнюю роль и в активном завершении припадка. Участие мозжечка в этом процессе у крыс WAR исследовано не было [Doretto et al. 2003]. Авторы работы специально отметили, что применяемая ими методология не может пока дать ответа на вопрос — означает ли увеличение частоты осцилляций ЭЭГ «растормаживание» ядер, а снижение частоты осцилляций — их «торможение». Полученные авторами данные весьма важны, т. к. природа резкого прекращения приступа изучена мало и пока плохо понятна [Крыжановский 2002; Doretto et al. 2003].

Тот факт, что ядра ствола мозга участвуют в распространении аудиогенного припадка, еще не означает, что фазы двигательного возбуждения и тонических судорог опосредованы одними и теми же нейронными цепями. Например, известно, что два разных вида глутаматовых рецепторов (NMDA и AMPA) по-разному участвуют в развитии этих следующих друг за другом фаз аудиогенного приступа [Yasuda et al. 1998]. Изучение паттерна ЭЭГ и инициализации активности приступа у крыс GEPRs позволило высказать гипотезу о путях, посредством которых возбуждение распространяется в мозге во время аудиогенного эпилептического припадка [Dailey et al. 1989; Deransart et al. 2001]. Мусцимол (агонист ГАМК-А рецепторов), введенный в черную субстанцию крысам Вистар предрасположенным к АЭ, подавлял клонические судороги и состояния, сходные с «абсансами» человека, однако на тонические судороги мусцимол не влиял. Можно уверенно говорить о том, что нижнее двухолмие является ключевой структурой в генезе аудиогенного приступа, поскольку началу припадка предшествует активация нейронов этой области мозга. Такую же роль в развитии стадии быстрого неконтролируемого бега выполняет и возбуждение, распространяющееся на глубокие структуры верхнего двухолмия, — активация нейронов этой структуры также предшествует началу аудиогенного приступа. Фаза клонико-тонических судорог начинается тогда, когда возбуждение достигает ретикулярной формации варолиевого моста и PAG [Molnar et al. 2000].

После окончания припадка электрическая активность в этих структурах мозга снижается (кроме области дорсальной коры нижнего двухолмия). Исследования на крысах линии GEPR-9 дают основания с уверенностью говорить о том, что аномальная эпилептическая активность детерминирована также особенностями ГАМК-ергических систем ствола мозга [Chakravarty, Faingold 1999].

2.4. Процедура прайминга, дефекты слуха и аудиогенные припадки

У нечувствительных к звуку мышей и крыс аудиогенные приступы можно индуцировать с помощью так называемой процедуры *прайминга* (priming procedure³) или другими воздействиями (например, инъекциями метафита, см. [Zivanovic et al. 1997; Stanojlović et al. 2000]). Это явление впервые было описано и проанализировано К. Хенри [Henry 1967].

У предрасположенных к АЭ грызунов интенсивность, возраст появления и исчезновения эпилептических припадков в значительной степени зависят от генотипа животных и условий окружающей среды [Henry 1985]. Известно, что у нечувствительных к звуковому воздействию крыс и мышей АЭ можно вызвать экспериментально, в частности вызывая дисфункцию органа слуха. Для исследования связи между функцией улитки и АЭ оба показателя сравнивали у генетически чувствительных к звуку мышей линии LP/J в разные периоды их жизни — от 8-ми до 120-дневного возраста [Ibid.]. В этом эксперименте припадки, вызванные звуком, были впервые отмечены у 12-дневных животных, а максимальную чувствительность наблюдали в возрасте 18—32-х дней, после этого чувствительность быстро снижалась примерно до 40-го дня, полностью исчезая к 120-дневному возрасту. Исследование вызванных потенциалов (ВП) улитки на пороговые акустические стимулы выявило высокие пороги у 12-дневных животных, их снижение у 18—32-дневных мышей, а после этого возрастного периода ВП вновь возрастал. Корреляция между предрасположенностью к АЭ и порогами ВП улитки на звуки разной высоты также была проанализирована. Она оказалась наибольшей для высоких частот ($r = -0,93$), промежуточной — для средних ($r = -0,77$), и слабой для низких частот ($r = 0,56$). Результаты этого эксперимента позволили авторам сделать заключение о том, что умеренные повреждения улитки у мышат в раннем возрасте, связанные с генетическими и/или внешними факторами, могут стать причиной их высокой предрасположенности к аудиогенным припадкам [Henry 1985].

³ От английского *prime* — первоначальный, предшествующий.

Аналогичные исследования, позволившие выявить корреляции между «акустическим» поведением и функцией улитки, были выполнены у инбредных потомков белых мышей Frings, т. е. у животных чувствительной (RB/1bg) и резистентной (RB/3bg) к звуку линий [Henry, Buzzone 1986]. Пороговые значения для потенциала действия слухового нерва у мышей линии RB/1bg оказались аномально высокими, тогда как у мышей резистентной линии RB/3bg они соответствовали норме. У гибридов F1 (RB/1bg x RB/3bg) наблюдали гетерозис функции улитки. У мышей чувствительной линии (RB/1bg) было обнаружено небольшое и зависимое от возраста снижение функции улитки, чем, вероятно, и объясняется их предрасположенность к АЭ. Было также показано, что мыши чувствительной RB линии характеризуются устойчивостью потенциалов действия улитки, а также отсутствием или незначительным уровнем микрофонного эффекта⁴ [Henry, Buzzone 1986].

У крыс линий GEPR были тщательно изучены как электрофизиологические особенности органа слуха, так и морфологические изменения волосковых клеток внутреннего уха [Penny et al. 1983; Faingold et al. 1990]. Результаты этих работ почти полностью соответствовали данным, полученным на мышах. Было также установлено, что некоторые воздействия в неонатальном возрасте — акустическая травма [Pierson, Snyder-Keller 1994], воздействие антибиотика канамицина [Pierson, Swann 1988] или противотиреоидных препаратов [Middlesworth, Norris 1980] — могут сопровождаться появлением АЭ у нормальных, не склонных к аудиогенным припадкам крыс.

Исследования последствий процедуры прайминга подробно проанализированы (обзоры [Ross, Coleman 2000; Garcia-Cairasco 2002]). В целом авторы считают, что эффекты прайминга заключаются прежде всего в нарушениях нормального развития слуховых путей.

Когда с помощью анализа экспрессии c-Fos была создана топонимическая карта нижнего двухолмия крыс Вистар, оказалось, что звуковая депривация, если она начинается в возрасте 14 дней, так же как и неонатальное воздействие очень сильного звука, приводящего к глухоте, резко изменяют эту карту [Pierson, Snyder-Keller 1994]. Поскольку такого рода воздействия приводят также одновременно и к повышению предрасположенности к АЭ, было высказано предположение, что формирование этой предрасположенности зависит от аномалий, возникающих вследствие неонатальной слуховой депривации. Вполне вероятной причиной формирования предрасположенности к

⁴ Микрофонный потенциал улитки — электрические потенциалы, которые генерируют наружные волосковые клетки кортиева органа.

АЭ вследствие ранних воздействий может быть нарушение тонотопической организации, т. е. пространственного представительства звуков разной частоты в слуховых путях и в нижнем двухолмьи [Ibid.]. Гипотеза авторов подтверждается тем фактом, что процессы дифференцировки улитки и нижнего двухолмия в онтогенезе происходят в сходной последовательности — от низких частот к высоким. Полагают, что тонотопическая организация зависит от активности слуховой системы, а различные «прайминговые» воздействия, препятствующие нормальному физиологическому развитию и нижнего двухолмия, и слуха в целом, становятся причинами появления аудиогенных припадков у не склонных к ним животных.

Процедуры прайминга вызывают также гиперчувствительность нейронов нижнего двухолмия к высокочастотной звуковой стимуляции, а также их гипервозбудимость ([Urban, Willott 1979; Willott, Lu 1982], цит. по [Ross, Colemann 2000]). Общий вывод этих экспериментальных работ заключался в том, что в большинстве случаев фенотипические проявления АЭ (у не предрасположенных к ней животных) обнаруживаются после тяжелых повреждений внутреннего уха различной природы. Однако существуют и исключения. Например, у мышей Black Swiss, склонных к аудиогенным припадкам, пик интенсивности приступов приходится на 21-й день жизни. У них этот признак наследуется аутосомно-рецессивно, соответствующий ген *jams 1* картирован на хромосоме 10, тогда как наследуемое повышение слухового порога до нормальных значений обнаружено у них только в возрасте 4—5 мес. Иными словами, у мышей этого генотипа два признака — склонность к АЭ и изменение порога слуховой чувствительности наследуются независимо [Misawa et al. 2002].

Развитие предрасположенности к АЭ или ее отсутствие существенно зависят от функциональной и морфологической целостности периферического органа слуха. У млекопитающих слуховая чувствительность к широкому диапазону частот в значительной степени обеспечивается морфологией улитки [Dallos 1992]. Этот слуховой орган содержит два типа волосковых клеток — внутренних и наружных, локализующихся в сенсорном эпителии кортиева органа, расположенного на базальной мембране, тянущейся вдоль всей длины улитки и имеющей разную плотность от ее основания к верхушке. При поступлении звуковых вибраций во внутреннее ухо в базальной мембране возникают колебания. Известно, что *in vivo* звуковые сигналы усиливаются посредством активных механизмов в наружных волосковых клетках, которые амплифицируют индуцированные звуком колебания основной мембраны [Ibid.]. Иными словами, наружные воло-

сковые клетки улитки млекопитающих выполняют не только роль сенсорных рецепторов, но и усиливают слуховую чувствительность и частотную избирательность [Mahendrasingam et al. 2010]. Функция внутренних волосковых клеток заключается в ретрансляции звукового сигнала (который затем поступает в слуховые центры мозга) в окончания слухового нерва. Существует и реципрокная связь — эфферентные волокна аксонов из клеток медиальной оливо-кохlearной системы иннервируют сенсорные клетки [Ryan et al. 1990].

Функции наружных волосковых клеток основаны на их потенциал-зависимой сократительной способности, которая, в свою очередь, зависит от быстродействующего моторного белка престина (prestin) [Frolenkov 2006]. Полагают, что престин участвует в переводе механических реакций в нервное возбуждение, выполняя при этом и функции регулятора громкости. Он локализуется на базолатеральной стенке наружных волосковых клеток и способен менять их структуру в ответ на изменения мембранного потенциала [Mahendrasingam et al. 2010]. Этот белок относят к семейству генов *solute carrier* (SLC) family 26, кодирующих синтез переносчиков анионов и других родственных им белков. У человека нарушения всех трех известных генов этого семейства (SLC26A2, SLC26A3 и SLC26A4) ассоциируются с различными наследственными заболеваниями, сопровождающимися аномалиями слуха [Liu et al. 2003].

Исследования сигнальной трансдукции и роли механизмов обратной связи в определении чувствительности периферического акустического органа крайне важны, поскольку их особенности могут быть составной частью предполагаемого патологического механизма формирования предрасположенности к АЭ. Не менее важным компонентом активной механической системы наружных волосковых клеток млекопитающих является уже упомянутая выше медиальная оливо-кохlearная эфферентная система. Однако сведений о ее функционировании или морфологических характеристиках у крыс, склонных к аудиогенным припадкам, вплоть до 2013 года обнаружить не удалось, хотя защитная роль медиальной оливы млекопитающих достаточно подробно описана [Christopher, Smith 1988].

АЭ грызунов несомненно связана с морфологическими и функциональными изменениями периферического слухового пути [Ross, Coleman 2000]. Установлено, к примеру, что в пренатальный и в постнатальный периоды жизни млекопитающих важная роль в развитии улитки принадлежит инсулиноподобному ростовому фактору *igf-1* (insulin-like growth factor-1 или *somatomedin C*). Однако исследования предрасположенности к АЭ у мышей с нокаутом *igf-1*, имеющих

дефект развития улитки, пока нет. Во всяком случае, нет сведений о том, что эти мыши-нокауты склонны к аудиогенным припадкам [Camarero et al. 2001]. У мутантных мышей *Bronx waltzer* (bv/bv) утрачена 75 % внутренних волосковых клеток вызывает лишь умеренное повышение слухового порога [Schrott et al. 1989]. Это может означать, что при использованной технологии получения данных нокаутов оказались избирательно измененными именно клетки улитки, тогда как соответствующие нервные элементы остались интактными. Можно полагать, что нарушений обратной связи между внешними волосковыми клетками и нейронами ядра оливы у подобного нокаута не происходит. В то же время при процедуре прайминга, вызывающего нарушения улитки, предположительно нарушается и ее иннервация, что и приводит к появлению аудиогенных эпилептиформных припадков. Отметим, что описано развитие АЭ после таких процедур прайминга, когда не нарушались строение и функция улитки (сильный звук, канамицин, звукоизоляция на ранних стадиях развития). Возможно, что необходимым и достаточным условием индукции приступов АЭ после процедуры прайминга является изменение активности в нейронной сети слуховой системы (см. [Pierson, Li 1996]).

Следует также упомянуть, что картирование *c-Fos*-иммореактивных нейронов в мозговых ядрах обнаружило неожиданное снижение экспрессии этого белка в кохлеарных ядрах и в центральном ядре нижнего двухолмия у животных, предрасположенных к АЭ по сравнению с контрольными [Clough et al. 1997].

Одним из выводов, следующих из накопленных к настоящему времени фактов, может быть следующий: АЭ развивается в тех случаях, когда происходит акустическая сенситизация. Она, в свою очередь, может быть результатом генетически детерминированных структурных и/или функциональных аномалий «паттерна» иннервации внутреннего уха в сочетании с аналогичными изменениями в ЦНС.

Еще одним источником вариабельности субстрата, аномалии которого ведут к разнообразным проявлениям АЭ, является уровень тиреоидных гормонов, влияющих на предрасположенность к АЭ. Несмотря на противоречивость данных об их роли в этих процессах, существуют достаточно убедительные эксперименты, свидетельствующие о том, что у грызунов гипотиреоз в раннем постнатальном периоде приводит к развитию повышенной чувствительности к звуку [Yasuda et al. 1998]. Это соображение отчасти подтверждается тем, что у мышей-нокаутов с выключенным геном белка TR beta обнаруживается АЭ (Thrb (tm1/tm1) [Ng et al. 2001].

Еще в начале 1950-х годов Л. В. Крушинский и его коллеги обнаружили усиление интенсивности аудиогенного припадка у крыс КМ (на ранней стадии селекции) при искусственном повышении у них уровней тироксина [Семиохина и др. 2006]. Авторы предположили, что увеличение уровня тиреоидного гормона повышает общий уровень возбудимости ЦНС, влияя тем самым на тяжесть припадка. Совершенно противоположные данные были получены в работе на крысах линии GEPR-9 [Mills, Savage 1988]. Было показано, что крысы, предрасположенные к АЭ, имели выраженные признаки гипотиреоза со второй недели жизни до годовалого возраста. В то же время такой связи между АЭ и функцией щитовидной железы на мышах выявлено не было [Seyfried et al. 1984]. При использовании батареи из семи рекомбинантных инбредных линий мышей (BXD), полученных от скрещивания линий C57/BL6 x DBA/2J, а также мышей конгенной линии D2.B6-1asb, никакой корреляции между повышенной чувствительностью мышей к АЭ и уровнями сывороточного тироксина выявлено не было. В более ранних публикациях наличие такой взаимосвязи было установлено, но эти работы были выполнены с использованием более простых (и менее точных) генетических методов [Henry et al. 1981].

2.5. Генетические исследования аудиогенной эпилепсии

Генетические исследования аудиогенных припадков у мышей и крыс были начаты еще в середине прошлого века и в настоящее время наследственная природа АЭ не вызывает сомнений. При изучении предрасположенности к АЭ у F2 гибридов, полученных от скрещивания мышей резистентной к АЭ линии C57BL/6J и чувствительной DBA/2J, одним из первых был идентифицирован локус *asp1* (audiogenic seizure proneness) (см. [Neumann, Collins 1991]). Хромосомная локализация не только этого, но и еще двух *asp* генов была определена методами классического генетического анализа [Collins, Fuller 1968; Neumann, Collins 1991]. Позже эти же авторы провели селекционный эксперимент, в результате которого были получены мыши 4-х линий, контрастных по первичной чувствительности к аудиогенным припадкам и «аудиогенным» припадкам, индуцированным праймином. Результаты генетических исследований у вновь полученных линий позволили авторам прийти к заключению о независимой генетической детерминации этих двух признаков [Fuller 1975; Chen, Fuller 1976].

Наследование «паттерна» аудиогенной активности исследовали у мышей двух родительских линий — C57BL/6 и DBA, их F1 гибридов,

бэккроссов с обеими родительскими линиями, а также батареи из 21-й рекомбинантной инбредной линии мышей [Seyfried et al. 1980]. Этот анализ позволил сделать вывод, что это наследование происходит по типу, характерному для так называемых пороговых признаков. Это означает, что на экспрессивность данного признака влияют как генетические, так и средовые факторы, однако его фенотипические проявления обнаруживаются лишь в тех случаях, когда влияние этих факторов суммируется, превышая определенные пороговые значения.

Было также установлено, что генетические различия в чувствительности к звуку у мышей линий DBA и C57BL/6 обусловлены аллельными различиями, уже упоминавшихся выше трех генов. Первый — *asp1* (главный ген, локализован на хромосоме 12 между локусами Ah и D12 Nyul), второй — *asp2* — оказывает незначительный эффект и локализован на хромосоме 4, третий ген *asp3* — локализован в проксимальной части хромосомы 7 [Neumann, Seyfried 1990; Neumann, Collins 1992]. Полагают также, что значительную роль в детерминации данного признака играет геномный импринтинг, при котором репрессия материнского аллеля гена *asp3* обеспечивает более сильное влияние отцовского аллеля [Banko et al. 1997]. Были также установлены генетические связи локуса *asp1* с уровнями Ca 2(+)-АТФ-азной активности в стволе мозга [Neumann, Seyfried 1990].

У мышей тех же линий, т.е. у C57BL/6 и DBA/2, с помощью метода картирования локусов количественных признаков QTL (quantitative trait locus) был обнаружен значительный эффект средней области хромосомы 5 на порог провокации судорог, индуцированных электрошоком. В этом эксперименте у мышей реципрокных конгенных линий, специально выведенных из популяции гибридов между B6 и D2, анализировали корреляцию проявления АЭ с ранее выявленными ДНК маркерами с известной хромосомной локализацией. В этой работе сравнивали также пороги провокации судорог в ответ на электрошок у мышей конгенных линий и линий с родительским генетическим фоном. Было обнаружено, что животные с аллелями хромосомы 5, полученной от DBA/2, но с генетическим фоном линии C57BL/6, имели более низкие электросудорожные пороги по сравнению с контролем. И, напротив, конгенные мыши с аллелями 5-й хромосомы от C57BL/6, а фон — от DBA/2, характеризовались более высокими порогами [Ferraro et al. 2007]. Таким образом, генетические локусы, определяющие чувствительность животных к электрошоку и к звуковому раздражителю, неидентичны. Похожие результаты были получены при изучении судорожных припадков, вызванных инъекциями обратного агониста бензодиазепиновых рецепторов beta-CCM

(methyl-beta-carboline-3-carboxylate). Известно, что чувствительность к этому соединению генетически детерминирована, поэтому оба типа припадков, т.е. индуцированные beta-ССМ и аудиогенные, исследовали у рекомбинантных конгенных линий мышей, полученных от скрещивания гибридов B10.D2 и DBA/2J. Несмотря на то, что фенотипические проявления этих припадков характеризуются почти идентичным поведенческим паттерном (с возможным участием ГАМК-ергических механизмов), никаких корреляций между этими двумя типами эпилептических приступов у мышей не наблюдали. Это подтверждает гипотезу о независимых генетических механизмах, контролирующих у грызунов АЭ и припадки, индуцированные химическими соединениями [Martin et al. 1992]. Однако выводы этих авторов несколько противоречат данным, полученным в аналогичных исследованиях у предрасположенных к АЭ крыс (см. ниже).

Еще один ген (о котором упоминалось в предыдущем разделе), контролирующий АЭ, был идентифицирован у мышей Black Swiss [Misawa et al. 2002], пик интенсивности аудиогенных припадков у которых приходится на 21-й день постнатального развития. Генетическое картирование и анализ сцепления у гибридных мышей позволили локализовать ген *jams1* (juvenile audiogenic monogenic seizures) в области хромосомы 10, расположенный между геном *basigin* (*Bsg*) и маркером *D10Mit140*. Надо заметить, что большая часть этой критической области у мышей соответствует региону 19-й хромосомы человека (19p13.3), ответственному за развитие семейной формы ювенильных фебрильных судорог [Klein et al. 2005].

У мышей Frings единственный ген, ответственный у них за АЭ, был картирован на хромосоме 13 [Skradski et al. 2001]. Этот локус получил название monogenic audiogenic seizure-susceptible (*mass1*, в настоящее время — *Mgr1*). Уникальность белка *mass1*, кодируемого этим геном, заключается в том, что в мутантном состоянии он ассоциируется с аудиогенными судорогами, но никак не связан с мутациями, затрагивающими ионные каналы. *Mass1* кодирует белок *Vlgr1* (very large G-protein-coupled receptor-1) — самый крупный из известных белков клеточной поверхности, содержащий около 6300 аминокислот. Уровень экспрессии этого гена очень высок в нервной системе в период эмбрионального развития, особенно в вентрикулярной зоне. Установлено, что, обнаруженная в природе нонсенс-мутация этого гена V2250X у мышей, сцеплена с их повышенной чувствительностью к звуку [McMillan, White 2004]. Транскриптами локуса *mass1* являются молекулы *Vlgr1d* и *Vlgr1e*, синтезирующиеся в результате альтернативного сплайсинга *Vlgr1b/MGR1*, причем *Vlgr1d* и *Vlgr1e* относятся

к секреторным молекулам, а еще один транскрипт, *Vlgr1b*, — к рецепторным белкам. У мышей, нокаутных по *Vlgr1* с отсутствием экзонов 2—4, обнаруживалась склонность к АЭ без использования прайминга, и они же характеризовались выраженными гистологическими аномалиями в мозге [Yagi et al. 2005]. Мыши других генотипов, обладающие полученным от Frings аллелем *Mgr1*, проявляют слабые или средней тяжести нарушения слуха, выявляемые лишь в самом начале постнатального онтогенеза [Klein et al. 2005], тогда как этот ген обуславливает АЭ во взрослом возрасте.

Наследование АЭ у крыс не менее сложное. Ее анализ у крыс КМ методом диаллельного скрещивания показал, что данный признак наследуется полигенно с аддитивным эффектом, а аллели, детерминирующие резистентность к звуку, доминантны [Romanova et al. 1993].

Аудиогенные припадки у предрасположенных к ним крыс GEPR наследуются как полигенный доминантно-аутосомный признак [Kurtz et al. 2001]. Его пенетрантность и экспрессивность были оценены у 20 373 животных. У крыс GEPR-3 и GEPR-9 данный признак проявлялся с неполной пенетрантностью и вариабельной экспрессивностью, причем среди крыс GEPR-9 доля животных с вариабельными уровнями предрасположенности к припадкам была значительно выше, так же как и число животных, демонстрирующих отсутствие предрасположенности к индуцированной звуком аудиогенной активности. Животные обеих линий имели относительно большую долю нечувствительных к звуку особей, а также особей, демонстрирующих вариабельность в отношении степени тяжести приступа. При этом самцы линии GEPR-9 имели более выраженные различия по экспрессивности и пенетрантности признака в сравнении с самками. Для крыс линии GEPR-3 была также характерна связанная с полом вариабельность пенетрантности и экспрессивности эпилептического фенотипа, но эти различия были выражены не столь сильно. Следует особо отметить, что в отличие от линий GEPR, у крыс линии КМ пенетрантность и экспрессивность признака были очень высокими и достигали почти 99% [Семиохина и др. 2006]. Нельзя исключить, что описанные различия обусловлены разным генетическим фоном этих линий — Вистар и Спрэг-Дуули.

Напомним также, что крысы линии КМ являются высоко инбредными и имеют определенные трудности в разведении. В литературе не удалось обнаружить никаких сведений, касающихся инбридинга у крыс линии GERP, инбридинг же у крыс линии WAR начался одновременно с их селекцией на высокую предрасположенность к АЭ [Garcia-Cairasco 2002]. Селекция у крыс WAR оказалась довольно

быстрой (с 3 по 17 поколение), степень тяжести припадка за этот период у крыс увеличилась вдвое, сопровождаясь сокращением латентного периода [Doretto et al. 2003]. Эти результаты указывают на аддитивный тип взаимодействия генов и относительно низкое участие неаллельного взаимодействия, напоминающий тип наследования АЭ у крыс линии КМ, имеющих сходный с WAR генетический фон.

В настоящее время проводится эксперимент по выведению крыс, не предрасположенных к АЭ, который имеет уникальный характер, поскольку не имеет аналогов в литературе. Исходной популяцией для селекции «нечувствительных» крыс в этом опыте составляли животные F2 и бэккроссы, полученные от скрещиваний крыс КМ х Wistar (специально отобранных на отсутствие АЭ). Очевидно, что крысы с нулевой чувствительностью («0»), участвующие в этой селекции, имеют генотип, близкий к таковому линии КМ и отличающийся от крыс Вистар, поскольку КМ и Вистар разводились изолированно в течение более, чем ста поколений.

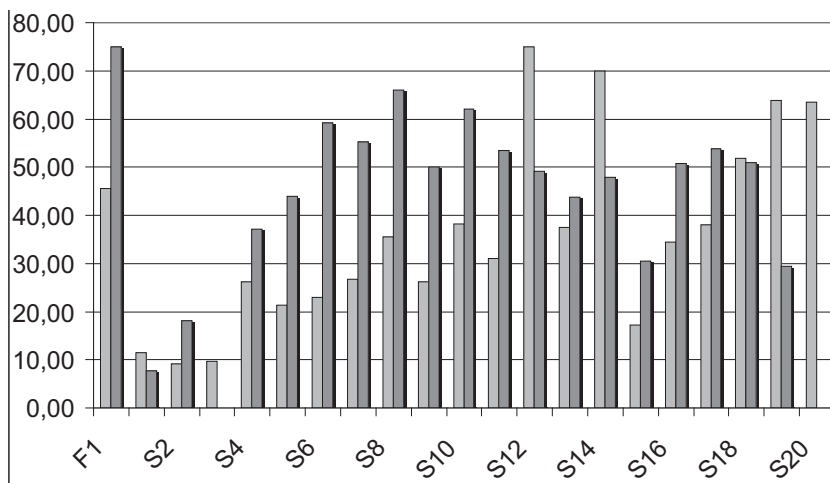


Рис. 2. Доля крыс, селектированных на «нулевую» чувствительность к аудиогенным припадкам, у гибридов между крысами Wistar с «0» чувствительностью и крысами КМ с максимальным уровнем тяжести припадка. Представлены данные по двум семьям, в которых селекция ведется параллельно. Светло-серые столбики — семья 1, темно-серые столбики — семья 2. По оси ординат — доля крыс с «0» баллом, по оси абсцисс — поколения селекции

Результаты этого селекционного эксперимента продемонстрированы на рис. 2. Доля крыс с «0» реакцией (при двукратной экспозиции крыс действию сильного звука с недельным интервалом) была неодинаковой в двух семьях, но в некоторых поколениях превышала

50 %. На начальных стадиях этого эксперимента был проведен генетический анализ. Он показал, что распределение животных с предрасположенностью к АЭ у F2 гибридов и бэккроссов достоверно соответствует математической модели, которая постулирует участие в определении признака двух генов с неполной пенетрантностью и влиянием генов-модификаторов [Федотова и др. 2005].

Интересные результаты были получены японскими исследователями, обнаружившими, что спонтанно возникшая мутация гена *Wwox* у крыс линии *lde/lde*, привела к целому ряду тяжелых патологических нарушений — нанизму, высокому уровню постнатальной гибели, гипогонадизму самцов, проявлению эпилептических, в т. ч. аудиогенных, припадков и многочисленным структурно-клеточным аномалиям в гиппокампе и миндалине [Suzuki et al. 2009].

Современные генетические технологии и методы исследования дают все больше возможностей для создания экспериментальных моделей с заданными свойствами (преимущественно на мышах). Так, например, нокаут сразу нескольких генов у мышей (генов, кодирующих *fmr-1*, *interleikin-6*, *5-HT2c receptor*) привел к появлению фенотипа с аудиогенными судорожными припадками [Chen, Toth 2001; Pacey et al. 2009; Brennan et al. 1997; De Luca et al. 2004]. По всей видимости, появление этих данных — лишь начало в ряду новых открытий в области изучения АЭ с помощью генно-инженерных методов.

2.5. Каналопатии

Судорожные состояния, включая эпилепсию, сопровождаются функциональными изменениями нейронов. В большинстве случаев как эпилептические разряды нейронов, так и моторные судороги сопровождаются нарушением структуры ионных каналов и/или их функции, которые называются каналопатиями [Mulley et al. 2003; Heron et al. 2007]. Так, изменения в экспрессии гена, кодирующего одну из субъединиц кальциевого канала *Cav3.2* (в ответ на введение пилокарпина), вызывают аномальное повышение частоты нейронных разрядов [Becker et al. 2008]. Обнаружено, что у крыс GEPR в развитии аудиогенных судорог ключевую роль играет дисфункция потенциал-активируемых Ca^{2+} каналов [N'Gouemo, Morad 2003; N'Gouemo et al. 2009; 2010], а блокаторы Ca^{2+} -каналов (L-типа) подавляют аудиогенные судороги. Эта дисфункция была обнаружена в нейронах нижнего двуххолмия крыс GEPR, однако остается неясным, насколько данная «каналопатия» характерна для других регионов мозга, вовлеченных в судороги. Кроме того, до сих пор неясно, присущи ли такие отклоне-

ния крысам других линий с предрасположенностью к АЭ. Тожественность основных признаков АЭ у этих линий предполагает такую возможность. Ca^{2+} -токи активируют также K^{+} -ток, определяющий фазу реполяризации и следовую гиперполяризацию. Такие Ca^{2+} активируемые K^{+} -каналы могут представлять собой естественный механизм торможения, который восстанавливает состояние покоя и поддерживает нормальную физиологическую возбудимость нейронов. Аномалия этой особенности мембран может быть причиной повышенной предрасположенности к АЭ у грызунов. Было показано, что молекулярной основой повышенной плотности Ca^{2+} -токов с низким (L-тип) и высоким (R-тип) HVA в нейронах нижнего двухолмия крыс GEPR является усиление экспрессии $\alpha 1D$ и $\alpha 1E$ субъединиц Ca^{2+} -каналов. Эта особенность может частично определять генетически детерминированную повышенную судорожную готовность крыс GEPR. Обнаружено также, что еще одной причиной повышенной возбудимости нейронов нижнего двухолмия может быть повышение экспрессии и $\alpha 1A$ -субъединицы Ca^{2+} -канала, которое провоцируется судорогами. Этот феномен был отмечен у крыс GEPR после повторных судорог [N’Gouemo, Morad 2003; N’Gouemo et al. 2010].

2.6. Миоклонические судороги, вызываемые повторными аудиогенными судорожными припадками

Понятие «киндлинг» (раскачка) включает в себя постепенное увеличение электрического ответа структур лимбической системы (гиппокамп, миндалина и др.) на изначально подпороговые электрические (или химические) стимулы (см. [Galvis-Alonso et al. 2004]). Аудиогенный киндлинг (миоклонические судороги, развивающиеся после повторных ежедневных звуковых экспозиций) является следствием распространения судорожных разрядов на структуры переднего мозга (гиппокамп, миндалу, неокортекс). Феноменология аудиогенного киндлинга у крыс линии КМ была впервые описана А. Ф. Семиохиной (см. [Семиохина и др. 2006]). Данные судороги проявляются в виде ритмических тикообразных подергиваний мышц морды, шеи, и, в случае наибольшей интенсивности, мускулатуры всего тела. У крыс линии КМ такие судороги наблюдаются в ответ на действие звука после 10—15 экспозиций. Подобный тип судорог (аудиогенный киндлинг) был описан и всесторонне изучен у крыс линий GEPR, WAR и WAS [Doretto et al. 2009; Garcia-Cairasco 2002; N’Gouemo, Faingold 1996; Dutra Moraes et al. 2000; Ross, Coleman 2000; Simler et al. 1994]. При аудиогенном киндлинге у двух линий GEPR (GEPR3 и GEPR-9) ин-

тенсивность миоклонических судорог постепенно возрастает и сопровождается отчетливой кортикальной эпилептиформной ЭЭГ-активностью [Naritoku et al. 1992; Feng et al. 2001]. Этот феномен был описан в начале 60-х годов и у крыс линии КМ [Семюхина и др. 2006].

Аудиогенный киндлинг у крыс GEPR фенотипически проявляется несколько иначе, чем у крыс линии КМ [N'Gouemo, Faingold 1996], в то время как между линиями WAR и КМ обнаруживается сходство в его паттернах [Dutra Moraes et al. 2000]. Это объясняется сходством / различием в генетическом фоне у КМ и WAR (Вистар), с одной стороны, и GEPR (Спрэг-Дули) — с другой.

Таким образом, в основе развития аудиогенного киндлинга лежат предрасположенность к аудиогенным судорогам и «опыт» судорожных припадков после повторяющихся звуковых экспозиций. Вовлечение структур переднего мозга в киндлинг подтверждается и данными ЭЭГ, и картированием экспрессии *c-fos* [Doretto et al. 2009; Garcia-Cairasco 2002; Eells et al. 2004; Ross, Coleman 2000; Семюхина и др. 2006]. Сравнение паттернов экспрессии гена *c-fos* при аудиогенном судорожном припадке и аудиогенных миоклонических судорогах показало, что киндлинг сопровождается «трансформацией» судорог среднемозговой локализации в судорожные состояния, вовлекающие передний мозг. Последние включают в судорожный процесс структуры, которые обычно напрямую не связаны с моторными функциями [Eells et al. 2009]. Данный процесс определяется сдвигами в возбудимости нейронов переднего мозга в генетически измененном мозге крыс, предрасположенных к АЭ.

В ряде исследований было проанализировано участие в аудиогенном киндлинге структур миндалевидного комплекса. Билатеральные микроинъекции в миндалину агониста ГАМК(А)-рецепторов мусцимола (0,3 нмоль / полушарие) значительно сокращали длительность клонических судорог при киндлинге, а введение гистамина — вызывало их подавление. В то же время введение этих веществ в миндалину не предотвращало развитие клонического бега (двигательное возбуждение) и тонических компонентов судорог собственно аудиогенного эпилептиформного приступа. Иными словами, при расширении нейронной сети (которое происходит при аудиогенном киндлинге), критической структурой для развития судорог этого типа становится миндалина. Эти судороги подавляются увеличением высвобождения ГАМК в этой структуре [Feng et al. 2001]. У крыс GEPR-9 было отмечено, что интенсивные судороги стволовой локализации предотвращают проявление аудиогенных миоклонических судорог (киндлинга), хотя на ЭЭГ пик-волновая активность регистрировалась. Авторы

предполагают, что проявление судорог этой локализации (передний мозг) блокировала именно высокая интенсивность стволовых судорог [Merrill et al. 2005].

С целью выявления генов, ответственных за молекулярные механизмы генерализованных аудиогенных судорог и киндлинга, методом супрессивно-субтрактивной гибридизации была получена библиотека нормализованных cDNA крыс WAR, обогащенных транскриптами, экспрессирующимися в гиппокампе [Gitai et al. 2010]. Среди 133 секвенированных клонов был выявлен ген субъединицы 2 ионотропного глутаматного рецептора (GluR2), относящийся к семейству AMPA-рецепторов (альфа-амино-3-гидрокси-метил-4-изоксазолеопропионовая кислота). В гиппокампе интактных крыс WAR и контрольной к ним популяции Вистар уровни экспрессии GluR2 субъединицы не различались, в то время как и при собственно аудиогенных судорогах, и при киндлинге экспрессия транскрипта, кодирующего химерный вариант гена (GluR2-flipp) в гиппокампе (в основном в поле CA1) была повышена [Ibid.].

Аудиогенный киндлинг — феномен, типичный для крыс с генетической предрасположенностью к аудиогенным судорогам. Для анализа генетической основы аудиогенного киндлинга у крыс линии КМ Л. Г. Романова провела селекцию крыс КМ на быстрое и медленное развитие аудиогенного киндлинга. Селекция была успешной и максимальный эффект наблюдался уже у крыс 4-го и 5-го поколений. Это позволило предположить, что предрасположенность к развитию аудиогенного киндлинга относится к категории олиогенных признаков [Romanova et al. 1993].

Нами не найдено данных о развитии аудиогенного киндлинга у мышей. В то же время при развитии киндлинга в ответ на электрическую стимуляцию гиппокампа у самцов мышей СЗН были обнаружены изменения в экспрессии некоторых генов в гиппокампе и переднем мозге, но не в стволе и мозжечке. Это было продемонстрировано для 50 из порядка 30000 полос [Liang, Seyfried 2001].

2.7. Аудиогенная постиктальная катаlepsия

У крыс линии КМ, так же как у крыс WAR (Garcia-Cairasco, личное сообщение) аудиогенные судороги сопровождаются катаlepsическим состоянием [Семиохина и др. 2006], называемым аудиогенной постиктальной катаlepsией. Катаlepsия характеризуется арефлексией и специфическим изменением мышечного тонуса, т. н. восковой гибкостью. Длительность аудиогенной постиктальной катаlepsии

положительно коррелирует с интенсивностью судорожного припадка [Федотова и др. 2008]. Фармакологическое исследование, так же как и сравнение каталептических реакций у крыс различных генотипов, подтвердило, что критической нейротрансмиттерной системой для запуска постиктальной каталепсии является дофаминергическая, в то время как NMDA-глутаматергическая и ГАМК-бензодиазепиновая системы мозга выступают как модуляторы состояния каталепсии. Оказалось возможным наблюдать фармакологическую «диссоциацию» судорожного припадка и каталепсии при введении лигандов глутаматергической системы [Сурина 2011]. Поскольку кататонический синдром человека и каталепсия крыс имеют много общих черт, мы предполагаем, что аудиогенная постиктальная каталепсия может служить ценной лабораторной моделью данной патологии. Эту модель можно использовать для доклинической оценки антикаталептических препаратов, их влияния на судорожную готовность мозга и показатели поведения [Сурина и др. 2010].

2.8. Патология мозгового кровообращения

Ранние эксперименты, проведенные в лаборатории Л. В. Крушинского, показали, что при соблюдении определенной процедуры, когда крыса линии КМ подвергается прерывистой звуковой экспозиции в течение длительного времени (например, 10 и более минут при специальном режиме — т. е. при процедуре чередования громкого и слабого звука), то у такого животного нередко можно обнаружить нарушения мозгового кровообращения, зачастую с летальным исходом [Крушинский 1962; Krushinsky et al. 1963; 1970]. Причиной этого были острые, более чем на 20 % эпидуральные, либо желудочковые кровоизлияния, провоцируемые резкими изменениями проницаемости мозговых капилляров и диapedезом эритроцитов.

У выживших после звукового воздействия крыс кровоизлияния были слабее — они проявлялись в виде парезов задних конечностей с последующим восстановлением в течение нескольких минут. Их наличие было подтверждено морфологически.

Повышение артериального давления происходило в начальной стадии аудиогенного припадка, далее происходило его понижение (вплоть до 87—90 мм рт. ст.) [Крушинский 1962]. Эти изменения АД коррелировали с упомянутыми выше изменениями проницаемости сосудов.

У крыс КМ изменения системной и локальной гемодинамики во время аудиогенных судорог были изучены с помощью микросферной

техники. В этом эксперименте было показано, что при аудиогенном приступе АД возрастало от 103 до 178 мм рт. ст., а сердечный индекс — с 27,3 до 49,3 мл/мин/100 g b. w. Мозговой и сердечный кровоток в мозге и в сердце возрастали на 140—170 %, в то время как в других внутренних органах он был снижен на 40—94 % [Ивашев и др. 1991].

Венозный тонус у крыс КМ оценивали, измеряя давление наполнения кровообращения при короткой остановке кровообращения, вызываемой надуванием баллона в правом предсердии. Было показано, что во время аудиогенных судорог артериальное давление поднимается в среднем от 104 до 156 мм рт. ст., в то время как среднее давление наполнения кровообращения падает с 8,9 до 7,4 мм рт. ст. Интенсивность субдуральных и субарахноидальных кровоизлияний коррелировала с подъемами артериального давления во время судорог. Площадь геморагий достигала 75 мм², когда давление поднималось выше отметки 200 мм РТ ст, в то время как при более низких значениях она составляла только 2,56 мм² [Власов С. Г. и др. 1991].

Измерение локального мозгового кровотока во время аудиогенных судорог проводили у крыс WAS (Центр Нейрохимии, Страсбург, Франция). Во время одиночных аудиогенных судорог практически во всех отделах мозга локальный мозговой кровоток повышался по сравнению с контрольным уровнем, причем максимальный подъем отмечался в стволе мозга (нижнее и верхнее двухолмие, ретикулярная формация, многие регионы таламуса и гипоталамуса). Наименьший подъем был зафиксирован в лимбических областях переднего мозга и коре. При киндлинге увеличение мозгового кровотока было слабее, чем в контроле. Таким образом, наблюдалась корреляция между вовлечением структур мозга в развитие аудиогенных судорог и повышением кровотока в них. Изменения кровообращения при киндлинге выражались в снижении кровотока, что может отражать различия в механизме аудиогенных судорог, вовлекающих ствол мозга, и аудиогенного киндлинга [Nehlig et al. 1995].

Ингибитор NO-синтазы (L-NNA), вызывающий снижение уровня оксида азота, повышал интенсивность судорог у крыс линии КМ, повышались и смертность животных, и частота внутричерепных кровоизлияний у них. В то же самое время, введение L-аргинина (субстрата для синтеза NO) увеличивало устойчивость животных к АЭ. Предварительная экспозиция крыс атмосфере с гипоксией (1 ч пребывания в гипобарической атмосфере, имитирующей высоту в 5000 м над уровнем моря) ослабляло нарушения, вызываемые судорожными припадками. Однако такой протекторный эффект воздействия гипоксии исчезал после введения ингибитора NO-синтазы (L-NNA).

Таким образом, крысы линии КМ используются как модель в исследованиях механизмов нарушения мозгового кровотока. Эти исследования в целом носят пионерский характер и практически не имеют аналогов в исследованиях других лабораторий. В частности, впервые показано, что оксид азота (NO) участвует в адаптивных изменениях мозговой гемодинамики, связанных со значительным повышением мозгового кровотока [Фадюкова и др. 2005]. Механизмы влияния гипоксии на мозговой кровоток рассматриваются в статье Фадюковой и др. в настоящей книге.

2.9. Нейрохимические корреляты предрасположенности к аудиогенным судорогам и к развитию судорожных припадков

Нейрохимические изменения, связанные с предрасположенностью к АЭ, были исследованы главным образом у крыс линий GEPR и КМ. Было показано, что предрасположенность к быстрому развитию аудиогенных судорог связана с отклонениями в уровне нейротрансмиттеров мозга, которые обнаруживаются как в их фоновых значениях, так и в их показателях после судорог. Помимо глутамат- и ГАМК-ергической систем в патогенезе судорог оказались задействованы норадренергические, дофаминергические и серотонинергические нейроны и нейронные сети [Laird et al. 1984; Jobe et al. 1986; 1994; Ribak et al. 1988; Lasley 1991; Федотова и др. 1996а; 1996б; Косачева и др. 1998]. На рис. 3 представлены уровни нейротрансмиттерных аминокислот в различных отделах мозга крыс КМ в фоне и на «высоте» приступа АЭ. У крыс GEPR (и КМ) были обнаружены «реципрокные взаимоотношения» между уровнями норадренергической и серотонинергической синаптической передачи и тяжестью аудиогенных судорог, т. е. АЭ сопровождается дефицитом моноаминов [Jobe et al. 1986]. Это одна из особенностей, сопутствующих АЭ крыс. У мышей линии DBA/2J в развитии аудиогенных судорог участвует серотонинергическая система мозга. Интересно отметить, что в новой коре мышей линии DBA/2J в возрасте «аудиогенной» чувствительности (с 18 по 40 дни жизни, но не в другие периоды) число сайтов связывания 5-HT₂-рецепторов было на 20 % выше по сравнению с мышами не предрасположенной к АЭ линии C57BL/6. В то же время межлинейных различий по данному параметру в стволе мозга, в переднем мозге (и в гиппокампе, в частности) не выявлялось [Jazrawi, Horton 1989]. Если учесть, что судорожные приступы при АЭ не вовлекают в эпилептическую активность структуры коры, эти данные могли бы быть указанием на развитие в новой коре тормозного процесса. Однако таких

различий в уровне мозговых моноаминов между указанными линиями не было обнаружено в другом исследовании [Lints et al. 1980], что, возможно, связано с различиями в использованных методах.

Сечение спинного мозга (после которого АЭ не может проявиться) показало, что от такой блокады моторного компонента судорог уровни норадреналина и серотонина не изменяются [Willott et al. 1979]. Данные этого исследования, в котором сравнивались мыши нескольких линий, показывают также важность учета межлинейных (внутривидовых) различий.

У крыс GEPR-3 и GEPR-9 в сравнении с контролем наблюдалось либо умеренное (у первых) либо более выраженное (у вторых), увеличение B_{max} как для высоко-, так и для низкоаффинных сайтов ГАМК, в то время как K_d оставалась постоянной. Хлорзависимое, вызванное барбитуратами усиленное связывание ГАМК (увеличение B_{max}) наблюдалось при всех условиях и для всех групп крыс. У крыс GEPR-9 связывание бензодиазепинов несколько повышалось. Однако изменений в числе сайтов связывания биогенных аминов обнаружено не было. Предрасположенные к АЭ крысы, по-видимому, обладают компенсаторной сверхчувствительностью наиболее известных рецепторов тормозных медиаторов, которые могут участвовать или не участвовать в генезе судорог [Booker et al. 1986]. Этот факт был также подтвержден в эксперименте с хроническим истощением депо 5-НТ (путем в/ж введения 5,7-дигидрокситриптамина). Данное воздействие вызывало значительное повышение тяжести судорог, которое можно было выявить даже спустя 2—4 недели после введения препарата [Statnick et al. 1996].

Активность триптофангидроксилазы (фермента синтеза серотонина, лимитирующего скорость этого процесса) была значительно ниже в мозге мышей Frings, предрасположенных к АЭ, в сравнении с контрольной линией CF1, вероятно, благодаря изменению кинетических характеристик данного фермента [Bakhit et al. 1982]. Тем не менее мозговые уровни серотонина у обеих линий были сходны, так же как и обратный захват триптофана и накопление 5-НТ (которые следуют за введением паргилина, ингибитора МАО) [Ibid.]. Эти данные поддерживают предположение о том, что изменение уровней моноаминов не является прямой или единственной причиной аудиогенных судорог.

У крыс линии КМ связывание диазепама в синаптической мембране различных отделов мозга было значительно ниже, чем у контрольных «неаудиогенных» крыс Вистар, причем наибольшие различия наблюдались в мозжечке [Жулин, Плескачева 1991]. Связывание

ГАМК в мозжечке у крыс КМ (но не в стволе мозга) также было ниже, чем в контроле. Полученные данные можно предположительно объяснить различиями в числе рецепторов, но не в их аффинитете. Низкие значения связывания лигандов с синаптическими мембранами мозжечка у крыс КМ с АЭ следует проанализировать в связи с концепцией антисудорожной системы мозга, в которой мозжечку отводится ключевая роль [Крыжановский 2002] в подавлении судорог.

На мышах были получены и данные противоположного «знака» [Robertson 1980]. Специфическое связывание 3Н-флунизепема было выше у предрасположенных к судорогам мышей линии DBA/2J (в возрасте 22 дней) по сравнению с устойчивой к судорогам линией C57BL/6J того же возраста. У мышей DBA/2J связывание бензодиазепинов было выше как в фоне, так и во время развития судорог. Эти отличия авторы объясняют более высокой плотностью бензодиазепиновых рецепторов (B_{max}) у данной линии.

Нейрохимические исследования показали, что дефицит моноаминов может быть обнаружен в проекционных областях обеих норадреналин-содержащих нейронных групп — locus coeruleus и ventral tegmental area (VTA). Данный дефицит наблюдается у крыс GEPR и в отсутствие судорог и более выражен у GEPR-9 в сравнении с GEPR-3. Уровни ГАМК и таурина также были аномальными [Laird et al. 1984]. Было высказано предположение, что именно дефицит норадреналина и серотонина лежит в основе предрасположенности к АЭ, в то время как ГАМК-таурин аномалии предположительно объясняются «неадекватными попытками ЦНС скомпенсировать повышенную судорожную готовность». Это утверждение было позже опровергнуто (см. выше, а также [Lasley 1991]).

У крыс GEPR концентрация ГАМК в нескольких отделах мозга была ниже по сравнению с «неэпилептическим» контролем. Содержание аспартата и таурина было повышенным, хотя и не во всех исследованных отделах [Ibid.]. Развитие уже первого приступа АЭ изменяет данный паттерн — в нижнем двухолмии, сенсомоторной и фронтальной коре возрастает содержание аспартата, глутамата и глицина (в сравнении с интактными крысами). Авторы предполагают, что в определении степени тяжести судорог ключевую роль играют высокие уровни таурина у GEPR-3 и повышенное содержание аспартата у GEPR-9 так же, как и низкие концентрации ГАМК. Вызываемые судорогами изменения в уровне аспартата и глутамата говорят в пользу предположения, что данные возбуждающие аминокислоты опосредуют изменения в судорожной готовности [Lasley 1991; Molnar et al. 2000].

При исследовании отклонений в уровне мозговых нейротрансмиттеров при АЭ основное внимание уделяют их концентрациям в нижнем двухолмии, околотоводопроводном сером веществе и черной субстанции. Действие налоксона не полностью подавляло судороги, в то время как блокада NMDA-рецепторов введением AP7 или активация ГАМК (А) рецепторов в околотоводопроводном сером веществе полностью подавляли предрасположенность к судорогам. Таким образом, околотоводопроводное серое вещество представляется важным звеном в цепи структур, критически важных для инициации аудиогенных судорог, причем системы рецепторов — ГАМК-А, опиоидных пептидов и NMDA-рецепторов — регулируют тяжесть судорог [N'Gouemo, Faingold 1999]. В нижнем двухолмии крыс GEPR по сравнению с «неэпилептическими» крысами было отмечено повышение уровня глутамата (в 1,9 раза), — ГАМК (в 2,3 раза) и таурина (в 2,4 раза) [Ribak et al. 1988]. Билатеральные микроинъекции NMDA-антагонистов в черную субстанцию снижали тяжесть судорог.

Использование внутримозгового микродиализа позволило измерить реактивность основных нейротрансмиттерных систем крыс GEPR и «неэпилептического» контроля. Двухчасовая перфузия 100 mM раствора ионов K^+ вызывала у «неэпилептических» крыс повышение уровней (по сравнению с базальным) аспартата, глутамата, глицина, таурина и ГАМК, соответственно на 35 %, 74 %, 68 %, 847 % и 283 %. Аналогичные показатели у GEPR были менее выражены — 14 %, 10 %, 41 %, 505 % и 123 % [Doretto et al. 1994].

У предрасположенных к АЭ крыс GEPR были обнаружены различия в экспрессии мРНК трех аминокислотных транспортеров — глиального и нейронального транспортеров (GLT-1 и EAAC-1), а также нейронального ГАМК-транспортера (GAT-1) [Akbar et al. 1998]. Снижение уровня мРНК для GAT-1 было обнаружено у генетически предрасположенных к АЭ крыс во всех исследованных регионах мозга. Сходное уменьшение экспрессии мРНК для GLT-1 было выявлено в коре, стриатуме и в поле CA1 гиппокампа. Наибольшее снижение было отмечено в нижнем двухолмии. Различия в уровнях мРНК для GLT-1 и EAAC-1 практически не сказывались, либо сказывались лишь частично на экспрессии соответствующих белков [Ibid.].

Данные, полученные на крысах линии КМ, были более или менее сходными [Raevski et al. 1995; Косачева и др. 1998]. У крыс КМ, в сравнении с контролем, было отмечено повышенное базальное содержание серотонина и его метаболита (5-ОИУК) в височной коре, гиппокампе и продолговатом мозге, так же, как и содержание в стриатуме дофамина и 3,4-дигидроксифенилуксусной кислоты. Уровень

норадреналина в стриатуме был снижен. Развитие аудиогенных судорог у КМ вызывало уменьшение содержания ГАМК в стриатуме, гиппокампе и височной коре, а также снижение уровня глутамата в стриатуме и гиппокампе (рис. 3). У крыс КМ уровни гистамина в стриатуме, гиппокампе, амигдале, среднем мозге, таламусе и гипоталамусе были значительно ниже, чем у «неаудиогенных» крыс Вистар [Onodera et al. 1992].

На ранних стадиях селекции крыс КМ введение кофеина было средством повышения интенсивности аудиогенных судорог [Крушинский 1962]. Из этого следовало, что пуринаргическая система также может быть вовлечена в механизм их патогенеза.

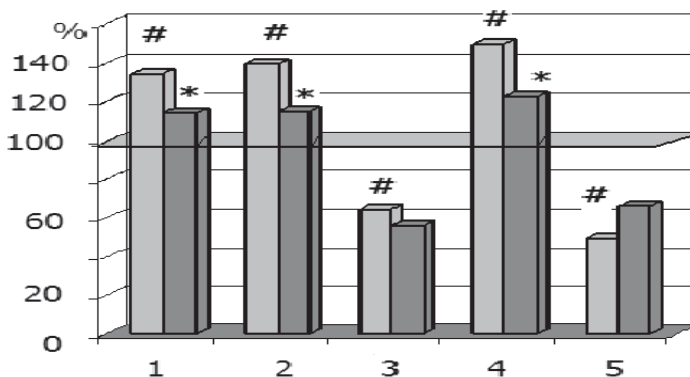


Рис. 3. Уровни возбуждающих аминокислот в продолговатом мозге крыс линии КМ в отсутствие судорог (светло-серые столбики) и на высоте тонического аудиогенного припадка (темно-серые столбики) [Raevsky et al. 1995]. Данные представлены в % от уровней интактных крыс Вистар (100 %). 1 — аспарат, 2 — глутамат, 3 — ГАМК, 4 — глицин, 5 — таурин

Дофаминовая система мозга также участвует в сложной системе изменения уровней моноаминов «аудиогенного» паттерна [Yu et al. 2000; Сорокин и др. 2004]. У крыс, не селектированных на АЭ, сочетанное действие дофаминергических и серотонинергических агонистов подавляет аудиогенные судороги, которые сопровождаются локальным повышением содержания дофамина и снижением содержания серотонина в стриатуме. Аудиогенные судороги крыс, провоцируемые хроническим употреблением этанола, сопровождалось повышением уровня дофамина и снижением серотонина в стриатуме [Yu et al. 2000]. У крыс линии КМ базальный уровень дофамина в стриатуме, измеренный методом микродиализа *in vivo*, был на 25 %

выше, чем у «неаудиогенных» крыс Вистар. Однократное введение амфетамина (1 мг/кг веса, в/бр) вызывало значительное повышение базального уровня дофамина вплоть до 250—260 % у крыс обоих генотипов. У крыс Вистар уровень дофамина достигал максимума через 20 мин после введения препарата, в то время как у КМ это происходило только через 120 мин. Повышение уровня дофамина после введения раклоприда (антагониста D2 и D3 рецепторов) также было сходным по амплитуде у крыс обоих генотипов (вплоть до 210 %); но это происходило спустя 20—30 мин у Вистар и спустя 100 мин у крыс линии КМ. Эти данные подтверждают существование генетически детерминированного «дефекта» у предрасположенных к аудиогенным судорогам крыс линии КМ, по всей видимости, связанного с аномалиями системы моноаминов мозга. Подобные особенности скорости нарастания уровня дофамина у крыс КМ могут быть связаны с дисфункцией регуляторных генов [Сорокин и др. 2004].

Гипервозбудимость нейронов и усиленная продукция свободных радикалов также вовлечены в патогенез АЭ. Известно, что высокий уровень окислительного метаболизма, сопряженного с низкой антиоксидантной защитой и обилием полиненасыщенных жирных кислот, делают мозг повышенно уязвимым к повреждающему действию свободных радикалов [Devi et al. 2008]. Длительные судороги могут вызывать дисфункцию митохондрий, а также усиление продукции активных форм кислорода и NO, что предшествует гибели клеток и эпилептогенезу. Последние данные также доказывают, что пути реализации апоптоза (программированной гибели клеток) с участием митохондрий может вносить свой вклад в формирование эпилепсии человека [Chuang 2010].

Было продемонстрировано, что у крыс линии КМ фоновый уровень некоторых мембранных липидных фракций (содержащих эндогенные антиоксиданты) был выше по сравнению с «неэпилептическими» крысами Вистар. Развитие аудиогенного судорожного припадка сопровождалось значительным повышением уровня свободных радикалов и липидных пероксидов, в то время как антиоксидантная активность липидов снижалась. Данные изменения были обнаружены в продолговатом мозге, таламусе и гиппокампе, но не в неокортексе крыс КМ [Федотова и др. 1988]. Снижение уровня мозговых антиоксидантов происходило параллельно с развитием аудиогенного судорожного припадка. Таким образом, был сделан вывод о том, что механизм окислительного стресса, участвующий в этих процессах, также играет важную роль в реакции мозга на вызываемые звуком судороги.

Исследования *in vitro* (инкубирование мозговых синапсом и митохондрий крыс линии КМ с триггерами липидной пероксидации) показали, что при этом происходит снижение деаминарования серотонина (субстрата МАО-А) именно в митохондриях, но не в синапсосах, с одновременной стимуляцией деаминарования ГАМК. Последнее, вероятно, происходило из-за видоизменения каталитических свойств фракции МАО, связанной с мембранами клеток мозга [Medvedev et al. 1992]. Сходные исследования мозга крыс КМ на высоте судорожного припадка показали, что на этой стадии происходит стимуляция перекисного окисления липидов в синапсосах и митохондриях. Это сопровождалось заметным снижением деаминарования серотонина и одновременным повышением деаминарования ГАМК в обеих фракциях. Полученные данные заставляют предположить, что запуск деаминарования ГАМК может быть важным компонентом в развитии эпилептических судорог, а также то, что этот процесс определяется модификацией каталитических свойств МАО [Ibid.].

У мышей линии DBA/2J комбинированное ингибирование захвата серотонина и окислительного деаминарования вызывает аудиогенные судороги. Введение ингибитора МАО-А (клоргилина) подавляет аудиогенные судороги, а подавление их триптофаном усиливается при комбинировании его введения с любым ингибитором МАО [Sparks, Buckholtz 1985].

Система цитокинов мозга (интерлейкины -1, -2, -6) также участвует в развитии судорог и обнаруживает значительные различия у мышей различных генотипов. У мышей линий Frings и DBA/2J экспрессия транскриптов интерлейкина-1-альфа в различных отделах мозга после аудиогенных судорог повышается в гипоталамусе, но не в гиппокампе, предположительно с участием дексометазон-чувствительного механизма [Gahring et al. 1997]. Внутривенное введение интерлейкина-2 мышам DBA/2 (рекомбинантные последовательности человека и мыши) приводит к увеличению частоты судорог. Поскольку проконвульсивный эффект интерлейкина-2 может быть нивелирован специфическими моноклональными антителами к нему, было высказано предположение, что некоторые эпилептические проявления могут быть связаны со стимуляцией IL-2 рецепторов [De Saro et al. 1994]. Недостаток интерлейкина-6 (IL-6 -/- мышинокауты) вызывает множественные изменения в метаболизме мозга, а именно в уровнях глутамата, аспартата, ГАМК, глицина и таурина в различных структурах мозга, и у таких мышей развиваются аудиогенные судороги. В то же время, если у мышей-нокауты провоцировать судороги применением сильного электрошока, то они развиваются, и

их паттерн не отличается от такового у мышей дикого типа [De Luca et al. 2004].

Как было отмечено выше, уровни мозговых моноаминов и их метаболизм при аудиогенных судорогах у грызунов явным образом отличаются от таковых у «неэпилептических» животных. Биологический распад моноаминов катализируется моноаминоксидазой. Была проведена серия исследований биологической функции так называемого трибулина, которая показала важность этого аспекта нейрохимических основ АЭ. Трибулин — это фракция эндогенных ингибиторов МАО, эти молекулы обнаруживаются в тканях и биологических жидкостях человека и животных. Исследование биологических свойств трибулина выявило гетерогенность его состава, были идентифицированы некоторые его химические компоненты. Было показано, что развитие некоторых патологий мозга (включая эпилепсию) сопровождается качественными изменениями каталитической способности связанных с мембраной МАО-А и МАО-В [Медведев 1999]. Активность трибулина в мозге крыс линии КМ изучали после аудиогенных судорог различной интенсивности. При клонических и, в особенности, при максимально интенсивных тонических аудиогенных судорогах происходило торможение активности МАО-А (вплоть до 2,5 раз в случае тонических судорог), такое торможение у «неаудиогенных» крыс Вистар, подвергнутых звуковой экспозиции, было значительно менее выраженным [Medvedev et al. 1992a; 1992b].

Далее, было проведено исследование фосфорилирования гомогенатов неокортекса и гиппокампа с целью выявления роли Ca^{2+} /кальмодулин- и сАМФ-зависимых систем в патогенезе АЭ. Сравнивали показатели «неэпилептических» крыс Вистар и «нечистопородных» крыс КМ, предрасположенных к АЭ, а также показатели у таких же крыс после аудиогенного киндлинга. В неокортексе и гиппокампе были обнаружены выраженные изменения в фосфорилировании белков 270, 58, 54 и 42 кДа. У предрасположенных к АЭ крыс активность протеин-киназы А была выше как в неокортексе, так и в гиппокампе. Ежедневно повторяющиеся аудиогенные судороги (после которых развивался киндлинг) приводили к снижению активности Ca^{2+} -независимой САМКII (РКА) в гиппокампе, а также к повышению активности РКА в неокортексе «неэпилептических» крыс по сравнению с «аудиогенными» [Yechikhov et al. 2001].

Таким образом, нейрохимические исследования показали как сходства, так и различия в паттерне сдвигов показателей основных нейрохимических систем крыс и мышей, предрасположенных к аудиогенным судорогам. Вопрос о том, какие именно нейрохимические

особенности мозга крыс и мышей, предрасположенных к АЭ и/или особенности в экспрессии генов являются первичными (более близкими к изначальному генетическому отклонению), а какие — развиваются уже как следствие первичных изменений, остается неразрешенным. Значительная сложность известных к настоящему времени сигнальных путей в нейронах также не способствует оптимизму в разрешении данной проблемы. Тем не менее детальное знание картины экспрессии генов в мозге, интенсивно изучающееся в настоящий момент, может дать быстрые и неожиданные результаты, которые будут способствовать разрешению такого вопроса.

3. ПРЕДСТАВЛЕНИЯ Л. В. КРУШИНСКОГО
О ФЕНОТИПЕ «АУДИОГЕННАЯ ЭПИЛЕПСИЯ»:
ЧИСТО ИСТОРИЧЕСКИЙ ИНТЕРЕС ИЛИ ГИПОТЕЗА,
ИМЕЮЩАЯ СОВРЕМЕННУЮ НАУЧНУЮ ЗНАЧИМОСТЬ?

Уже в самом начале исследований АЭ, т. е. с начала 1950-х гг., Л. В. Крушинский высказал гипотезу о физиологической основе развития судорог у крыс в ответ на сильный звук. Следует напомнить, что Дж. Морuzzi и Г. Мэгун (в то время когда писалась статья, что — совсем недавно) [Moruzzi, Magoun 1949] опубликовали свои данные об активирующей роли ретикулярной формации ствола мозга, а обсуждать возможную роль генотипа в развитии АЭ (хотя она и была выявлена у крыс при помощи генетической селекции) в СССР того периода не было никакой возможности. Рассуждая в рамках существующих представлений школы И. П. Павлова, объяснявшей феномены физиологии мозга взаимоотношениями процессов возбуждения и торможения, Л. В. Крушинский предположил, что АЭ также можно объяснить дисбалансом процессов возбуждения и торможения в мозге. Согласно его гипотезе, после включения звука в ЦНС крыс, предрасположенных к АЭ, происходит следующая цепь событий. Сильный звук вызывает возбуждение, которое «иррадирует» из слуховых структур «вверх» по отделам ствола и запускает стадию беспорядочного бега (двигательного возбуждения). В ответ на это возбуждение развивается тормозный процесс, который можно описать как реакцию на аномально интенсивное возбуждение. В результате «клонический бег» может приостановиться. Далее возможно два пути развития событий: 1) припадок прекращается, и дальнейших аномальных реакций не следует, или 2) происходит лишь «тормозная пауза» в клоническом беге, длящаяся несколько секунд. Когда она заканчивается, клонический бег возобновляется, и в большинстве случаев припадок

развивается снова (с интенсивностью 2—4 условных балла). По мнению Крушинского, продолжающееся действие звука во время тормозной паузы приводит к «истощению» процесса торможения, т. к. этот звук — слишком сильное для ЦНС воздействие. Он предположил, что тормозная пауза, «вклинивающаяся» в стадию двигательного возбуждения (образуя тем самым две его «волны»), представляет собой «активный» тормозный процесс. Окончание судорог после «второй волны» двигательного возбуждения или после клонико-тонических судорог представляет собой уже результат «запредельного» торможения (т. е. торможения, развивающегося в ответ на сверхсильную стимуляцию). Инъекции брома удлинняют «тормозную паузу» в фазе двигательного возбуждения (клонического бега) и вызывают снижение интенсивности приступа. Эффект кофеина был противоположным — «тормозная пауза» исчезала, и интенсивность припадка возрастала.

Несмотря на «отвлеченность» предположений Л. В. Крушинского, ему удалось четко описать главные тенденции картины активации мозга при АЭ. В настоящее время можно найти некоторые доказательства правильности этой старой теоретической концепции, которая постулирует участие в генезе АЭ мозговых макро-процессов и их взаимодействия. Один из них — это хорошо известный факт отсутствия эпилептических изменений ЭЭГ в неокортексе и гиппокампе во время аудиогенных припадков. Это может частично объясняться «заторможенным состоянием» данных структур. Так, было показано, что развитие аудиогенного припадка сопровождается распространяющейся депрессией в структурах неокортекса [Vinogradova et al. 2005], которая снижает как суммарную ЭЭГ, так и активность отдельных корковых нейронов. Аномалии баланса возбуждательных и тормозных аминокислотных транснамиттеров, вовлеченных в механизм аудиогенного припадка, играющих важную роль во время и после судорог, также могут быть проявлением взаимодействия двух процессов. Существуют также данные о том, что в результате аудиогенного судорожного припадка в неокортексе индуцируется экспрессия *c-Fos*, что можно сегодня объяснить возбуждением ГАМК-ергических интернейронов [Батуев и др. 1997].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многие существующие сегодня данные подтверждают тот факт, что предрасположенность к АЭ сопровождается снижением порогов провокации судорог других типов [Scarlatelli-Lima et al. 2003]. Так, у крыс WAR, по сравнению с «неэпилептическими» крысами Вистар, в

экспериментах с использованием других проконвульсивных агентов (отличных от громкого звука) — трансаурикулярного электрошока, пентилентетразола и пилокарпина — судорожная готовность оказывается повышенной.

Сходные взаимосвязи были обнаружены и в исследованиях на мышах. Так, было проведено исследование уровня предрасположенности к АЭ у мышей, селектированных на предрасположенность и устойчивость к отмене приема алкоголя (развитие у таких животных судорог в ответ на взятие в руки). У устойчивых к АЭ мышей аудиогенных судорог во всех исследованных возрастах не было, тогда как животные, «склонные к судорогам отмены», были предрасположены к АЭ (в возрасте 17, 22 и 28 дней). Эти данные заставляют думать, что предрасположенность к АЭ и судороги, вызываемые взятием в руки после отмены приема EtOH, могут иметь общие генетические детерминанты и, возможно, общие нейрохимические системы [Feller et al. 1994].

Паттерн аудиогенного припадка у различных линий мышей и крыс более или менее сходен, и это позволяет предположить существование некоего специфического «эндофенотипа аудиогенной эпилепсии». Понятие эндофенотипа (по мнению авторов, его создавших, [Gould, Gottesman 2006]) предполагает, что это выраженные в количественной форме «участки пути» от генов к поведению. Концепция эндофенотипа развивалась как стратегический инструмент в нейропсихиатрических исследованиях, однако она может применяться и в более общих случаях. Эндофенотип может быть комплексом специфических признаков нейрофизиологической, биохимической, эндокринной, нейроанатомической, когнитивной или нейропсихологической природы [Ibid.]. Такой паттерн специфических признаков можно расценивать как сложное, но достаточно специфическое проявление некоторого сложного генетического изменения функции ЦНС. Известно, что сложные взаимосвязи между генами и поведением нельзя в точности воспроизвести в эксперименте (например, на разных моделях АЭ). Тем не менее анализ массива данных по АЭ с этой позиции показывает, что существует «общий конечный путь» реализации данных патологий в мозге. Такое предположение должно помочь в понимании феномена эпилепсии. Эндофенотипом для АЭ может быть специфическая констелляция генетических и нейрохимических событий, провоцирующая судороги, которая имеет место как на уровне периферического органа слуха, так и на уровне ряда отделов мозга. Каналопатии, имеющие региональную специфику, и/или дисбаланс активности ГАМК- и глутаматергической систем (как цен-

тральной, так и кохлеарной) могут быть потенциальными звеньями, участвующими в эндофенотипе АЭ.

Ключевыми компонентами любого «полезного» (для анализа патологии мозга) эндофенотипа являются наследуемость и стабильность (независимость от состояния). Концепция эндофенотипов выглядит практичной, поскольку «она редуцирует сложность симптомов и проявлений» [Ibid.], что, в свою очередь, может способствовать выделению «блоков» признаков, удобных для изучения на лабораторных моделях.

Рассмотренные выше данные демонстрируют, что, несмотря на фенотипическое сходство аудиогенных судорог у разных животных, все исследуемые модели имеют не так много общих признаков. К ним тем не менее относятся аномалии слуховой системы и дисбаланс глутаматной и ГАМК-ергической систем мозга. Описаны и другие особенности — дисфункции моноаминовой, пуринергической, гистаминовой и цитокиновой систем мозга, хотя паттерн отличий от нормы может быть разным в разных конкретных лабораторных моделях.

Представляется достаточно правдоподобным следующее допущение. Оно заключается в том, что АЭ может провоцироваться мутационными нарушениями в паттернах экспрессии некоторых генов в период раннего развития ЦНС. Очевидно, что подобные нарушения (мутации) влияют на выживание плода и на будущую жизнеспособность животного (вероятно, снижая ее). Такие мутации еще предстоит выявить, хотя уже сейчас можно привести несколько примеров действия генов такого типа.

Генетическое выключение трех транскрипционных факторов, связанных с циркадными ритмами (DBP, albumin D-site-binding protein, HLF, hepatic leukemia factor, TEF, thyrotroph embryonic factor), вызывает у молодых мышей АЭ [Gachon et al. 2004]. Генетическая мишень действия транскрипционных факторов данного семейства — это пиридоксалькиназа (*Pdxk*), катализирующая превращение производных витамина B12 в пиридоксальфосфат. Последний является коэнзимом многих ферментов, участвующих в метаболизме нейротрансмиттеров. Было показано, что у мышей — тройных нокаутов по этим транскрипционным факторам уровни пиридоксальфосфата, серотонина и дофамина оказались сниженными [Ibid.].

Возможными причинами развития АЭ могут быть мутации и других генов, экспрессирующихся на ранних стадиях развития ЦНС. Примером такой мутации может быть семейство генов *disheveled*. Белки, кодируемые этим семейством генов, — важные компоненты сигнального пути бета-катенин/Wnt, контролирующего клеточную

пролиферацию и дифференцировку, а также сигнального пути, определяющего полярность плоских клеток. Мыши с генотипом *Dvl3* (-/-) умирают после рождения с некоторыми дефектами развития, в числе которых — неправильная ориентация ворсинок Кортиева органа [Etheridge et al. 2008].

Особый паттерн экспрессии гипотетических аномальных «генов развития» может вызвать нарушения работы ЦНС и, в частности, АЭ. Такие аномалии, предположительно, способны привести к возникновению регион-специфических каналопатий в структурах, вовлекаемых в генерацию судорог в ответ на звук. Поскольку характерным признаком многих типов эпилепсии человека являются различные каналопатии (еще не достаточно изученные), исследование генетической / физиологической основы их региональной специфичности (на моделях АЭ) имеет безусловную ценность для клиники. В то же время нельзя забывать и о другой (не альтернативной предыдущей) точке зрения на АЭ: такие регион-специфические каналопатии возникают у крыс и мышей как результат аномального паттерна развития ЦНС сами по себе, т. е. представляют собой вариант нормального развития. Напомним, что мозг грызунов особенно восприимчив к громкому звуку, поскольку при избегании опасности в естественных условиях высокая чувствительность к звуку этих животных может быть важной для выживания. Тем не менее модель АЭ, как она представляется на уровне наших знаний сегодня — ценный и еще не до конца оцененный источник знаний о механизмах эпилептогенеза.

Работа частично поддержана РФФИ (гранты N 04-04-48445, 07-04-00287, 09-04-00481a, 04-12-00360).

КРЫСЫ КРУШИНСКОГО-МОЛОДКИНОЙ — МОДЕЛЬ НАРУШЕНИЙ МОЗГОВОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ: ИШЕМИЧЕСКОЕ ПРЕКОНДИЦИОНИРОВАНИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ К ЗВУКОВОМУ СТРЕССУ

О. Е. Фадюкова, В. С. Кузенков**,
А. Л. Крушинский**, В. Б. Кошелев**

Линия крыс КМ была выведена Леонидом Викторовичем Крушинским и его сотрудниками и поддерживается на кафедре высшей нервной деятельности Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. При однократном действии сильного звука у крыс линии КМ развивается судорожный припадок, в подавляющем большинстве случаев заканчивающийся тоническими судорогами [Семиохина и др. 2006; Крушинский 1960]¹. Помимо того, что крысы этой линии характеризуются развитием судорожного эпилептиформного припадка в ответ на действие сильного звука, у них обнаруживаются и острые нарушения мозгового кровообращения, что позволяет их использовать как модель этих патологических состояний для тестирования новых способов профилактики и коррекции острых нарушений мозгового кровообращения. После длительной экспозиции действию сильного звука по специально разработанной схеме (см. ниже) у крыс линии КМ развивается гипертензивная энцефалопатия и возникают внутричерепные кровоизлияния. Впервые такие кровоизлияния были описаны Л. П. Доброхотовой в 1958 г. у крыс, погибших при судорожных припадках в ответ на звуковой раздражитель [Крушинский 1960]. У этих животных развивается геморрагический инсульт, причиной которого является разрыв мозговых сосудов, преимущественно вен. У крыс КМ можно наблюдать кровоизлияния как по типу гематомы (под твердой и паутинной оболочками и в желудочках мозга), так и по типу геморрагического пропитывания (диапедезные кровоизлияния

* Факультет фундаментальной медицины МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия.

** Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия.

¹ См. также статью Полетаевой и др. в настоящей книге.

в мягкую мозговую оболочку, а также в периваскулярные пространства серого и белого вещества) [Ничков, Кривицкая 1969]. Это ведет к развитию субдуральных, субарахноидальных и внутрижелудочковых кровоизлияний. Во время аудиогенных судорожных припадков у крыс КМ развивается экстремальное повышение артериального давления. Это, в свою очередь, приводит к нарушениям гематоэнцефалического барьера: «диапедезу» (выходу эритроцитов через стенку капилляра) и разрыву мозговых сосудов, преимущественно сравнительно тонкостенных вен [Власов С. Г. и др. 1991].

Дальнейшие исследования этого феномена, проведенные в 1980—1981 гг. Л. В. Крушинским и С. Н. Ефуни с коллегами, продемонстрировали, что экспозиция крыс КМ действию звука в условиях гипербарической оксигенации значительно снижает выраженность внутричерепных кровоизлияний у крыс КМ в возрасте 4—15 мес., уменьшает смертность животных, а также тяжесть нарушений движений (наблюдающихся в постиктальный период). Иными словами, гипербарическая оксигенация обладает защитным действием, снижая развитие этих патологических состояний [Крушинский и др. 1980; 1981a]. Вероятно, одна из причин этого защитного эффекта — это ослабление гипоксии мозга, развивающейся в результате судорожного припадка.

В то же время существуют и другие методы борьбы с гипоксией мозга. Наряду с повышением напряжения кислорода в окружающей среде можно преодолевать гипоксию мозга путем повышения эффективности транспорта кислорода и его утилизации. Этого можно достичь путем предварительной адаптации организма к условиям гипоксии [Сиротинин 1964; Березовский и др. 1982]. Защитное действие адаптации к гипоксии при развитии острых нарушений мозгового кровообращения продемонстрировано в экспериментах на животных отечественными исследователями еще в 1970-х гг. [Агаджанян и др. 1973; Меерсон, Майзелис 1973]. Исследования Ф. З. Мерсона на крысах линии КМ показали, что длительная прерывистая адаптация животных в барокамере при давлении, соответствующем «высоте» 6000 м над уровнем моря, уменьшала количество животных, реагирующих судорожным припадком на сильный звук, а также длительность самого припадка [Меерсон 1973].

Повышение устойчивости крыс линии КМ к «акустическому стрессу» обнаруживали при разных видах и режимах адаптации к умеренной экзогенной гипоксии, что было продемонстрировано в конце 1980-х гг. Этот эффект обнаруживали при пребывании крыс в условиях высокогорья (3200 м над уровнем моря, перевал Туя-Ашу, Таджикистан), т. е. при экспозиции их действию гипоксии с давлением, соответствующим «высоте» 5000 м над уровнем моря и др. (см. ниже).

Этот защитный эффект проявляется в снижении выраженности нарушений движений во время длительного прерывистого действия звука, уменьшении площади субдуральных и видимых субарахноидальных кровоизлияний, снижении частоты кровоизлияний в желудочки мозга, а также смертности животных [Кошелев и др. 1984; 1987; Ryasina et al. 1988; Крушинский А. Л. и др. 1989]. Площадь и частоту субдуральных и видимых субарахноидальных кровоизлияний, частоту кровоизлияний по типу гематом в желудочках мозга оценивают при микроскопическом исследовании [Кошелев и др. 1987; Ryasina et al. 1988; Крушинский А. Л. и др. 1989]. При микроскопическом гистологическом исследовании можно обнаружить диапедезные кровоизлияния в сером и белом веществе мозга, в желудочках, в мягкой оболочке мозга [Ничков, Кривицкая 1969]. Однократное двухчасовое воздействие на крыс гипобарической гипоксии или двухчасовое вдыхание ими гипоксической газовой смеси с 10 % содержанием кислорода при нормальном атмосферном давлении оказывает защитное влияние на крыс линии КМ при звуковом стрессе [Кошелев и др. 1987; Ryasina et al. 1988; Крушинский А. Л. и др. 1989]. В отличие от гипобарической гипоксии, двухчасовая нормобарическая гипоксия наряду с предохраняющим влиянием на развитие острых нарушений мозгового кровообращения снижала и возбудимость ЦНС у крыс линии КМ. Позднее было установлено, что даже кратковременное воздействие умеренной экзогенной гипоксии оказывает защитный эффект при острых нарушениях церебральной гемодинамики [Кошелев и др. 1987; Зухурова и др. 2010; Obrenovitch 2008]. В англоязычной литературе этот феномен получил название «гипоксическое прекондиционирование» [Manukhina et al. 2006]. Суть его состоит в том, что сублетальные кратковременные эпизоды дыхания газовой смесью, умеренно обедненной по кислороду (8–11 % O_2), в последующем оказывают нейропротекторный эффект при экспериментальном ишемическом инсульте как у животных *in vivo*, так и на переживающих срезах мозга [Самойлов и др. 2001; Крушинский А. Л. и др. 2007]. Хорошо известно, что адаптация организма к умеренной экзогенной гипоксии неспецифически повышает его устойчивость к неблагоприятным воздействиям [Лукиянова, Ушаков 2004; Меерсон 1981]. При этом запускается каскад компенсаторных реакций, направленных на улучшение снабжения кислородом тканей и увеличения их устойчивости к недостатку кислорода [Меерсон 1981]. Адаптация к гипоксии вызывает перестройки кровеносного русла, увеличивая васкуляризацию тканей и прежде всего головного мозга, снижает общее периферическое сопротивление кровотоку [Агаджанян и др. 1973]. Усиление транспорта и утилизации кислорода, утолщение венозных стенок после длительной адаптации к гипоксии оказывают

защитное влияние на крыс линии КМ, подвергнутых акустическому воздействию [Крушинский А. Л. и др. 1989]. У адаптированных к гипоксии животных наблюдается значительное снижение смертности, тяжести нарушений движений и внутричерепных кровоизлияний.

Однако протекторный эффект при инсульте оказывает не только умеренная экзогенная гипоксия, защитное действие на мозг способно оказать и кратковременное воздействие циркуляторной гипоксии (гипоксии, вызванной ухудшением циркуляции крови).

В начале 1990-х гг. японскими исследователями был впервые описан феномен «ишемической толерантности» мозга [Kitagawa et al. 1991]. В опытах на песчанках, обладающих незамкнутым виллизиевым кругом, было обнаружено, что предварительные 2-минутные эпизоды окклюзии общих сонных артерий через 2 суток оказывали нейропротекторный эффект (снижение гибели нейронов) при экспериментальной длительной ишемии мозга. В дальнейшем этот феномен получил название «ишемического прекондиционирования» [Steiger, Hanggi 2007], и в настоящее время его рассматривают как одну из форм адаптации клеток к неблагоприятным факторам [Obrenovitch 2008]. Это означает, что такая циркуляторная гипоксия (т. е. ишемическое прекондиционирование) действительно может оказывать нейропротекторное и ангиопротекторное действие — эффективным оказывается один или несколько кратковременных эпизодов ишемии / реперфузии [Власов Т. Д. и др. 2004; Самойленкова и др. 2007; Худоерков и др. 2009; Bhuiyan, Kim 2010]. По-видимому, процедуры гипоксического, ишемического и фармакологического прекондиционирования запускают общие сигнальные каскады, обеспечивающие защиту нейронов и сосудов мозга при инсульте [Зухурова и др. 2010; Самойленкова и др. 2008].

Как уже упоминалось, разные формы гипоксического и фармакологического прекондиционирования повышают устойчивость крыс линии КМ к акустическому стрессу [Кошелев и др. 1984; 1987; Ryasina et al. 1988; Крушинский А. Л. и др. 1989; 2001; 2009]. Встает вопрос, можно ли выявить подобный защитный эффект ишемического прекондиционирования мозга на генетической модели — на крысах линии КМ? Для ответа на этот вопрос мы провели данное исследование. Его целью был анализ эффективности прерывистого ишемического прекондиционирования на возбудимость ЦНС (с оценкой тяжести аудиогенного эпилептиформного припадка) и на нарушения мозгового кровообращения после экспозиции животных действию звука.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В опытах использовали самок крыс линии Крушинского-Молодиной (КМ) в возрасте 6—6,5 месяцев массой 240 ± 4 г.

В первой серии экспериментов исследовали действие прерывистого ишемического прекондиционирования. Животных разделили на две группы: контрольную ($n = 13$) и опытную ($n = 13$). Опытных крыс под наркозом (хлоралгидрат, 350 мг/кг, внутривенно) прекондиционировали к прерывистой неполной глобальной ишемии путем попеременной окклюзии правой и левой общих сонных артерий на 5 минут с 5-минутной реперфузией. В течение 50 минут проводили 10 эпизодов ишемии — по пять с каждой стороны, то есть каждую артерию пережимали 5 раз на 5 мин [Самойленкова и др. 2007]. Контролем служили ложнопериоперированные животные. Через 24 часа после ишемического прекондиционирования или ложной процедуры крыс помещали в камеру и подвергали звуковому воздействию.

Звуковое воздействие осуществлялось по стандартной схеме, разработанной еще в лаборатории Л. В. Крушинского [Крушинский 1960]. После 1,5 мин действия электрического звонка (110—115 дБ) в течение последующих 15 мин подавали серию сильных и слабых (80 дБ) акустических сигналов длительностью 10 с каждый с 10 с интервалами между ними. Затем следовал трехминутный перерыв, после чего на 1 мин включали сильный звук. Во время 1,5 мин действия сильного звука, вызывавшего аудиогенный судорожный припадок, определяли параметры, характеризующие возбудимость ЦНС: длительность латентного периода до возникновения судорожного припадка, интенсивность и характер судорожного припадка (одно- или двухволновый) [Крушинский 1960]. Интенсивность судорожного припадка оценивали по шкале балльной оценки: 0 — отсутствие реакции животного на звонок, 1 — двигательное возбуждение, 2 — клонические судороги в положении на брюшке, 3 — клонические судороги в положении на боку, 4 — тонические судороги с короткой остановкой дыхания и цианозом. При режиме длительной звуковой экспозиции [Крушинский 1960; Ryasina et al. 1988; Крушинский А. Л. и др. 1989] в течение 15 мин оценивали наличие и интенсивность нарушений координации движений, наличие парезов и параличей конечностей, смертность животных. Выделяли нарушения движений трех степеней: 0 — отсутствие нарушений, 1 — легкие (незначительные нарушения мышечного тонуса, не ограничивающие передвижение животного), 2 — средние (парез конечностей, чаще задних, сильно затрудняющий передвижение), 3 — тяжелые нарушения (животное лежит на боку и

практически теряет способность к передвижению). Сразу после окончания экспериментов животных декапитировали, мозг фиксировали в 10 % растворе формалина. Мозг фотографировали и оценивали площади кровоизлияний в относительных единицах (отношение площади кровоизлияния к площади конвекситальной поверхности мозга, включая большие полушария и мозжечок) с помощью оригинальной компьютерной программы, разработанной А. Е. Лазаревым (факультет фундаментальной медицины МГУ им. М. В. Ломоносова).

Статистическая обработка данных была выполнена с применением непараметрического критерия Манна-Уитни. Частоту встречаемости признака оценивали с использованием точного критерия Фишера. Межгрупповые различия считали значимыми при $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У всех крыс линии КМ при звуковом воздействии развивался одноволновый эпилептиформный судорожный припадок максимальной интенсивности, однако длительность латентного периода до возникновения припадка была в 2,3 раза выше у крыс, которых подвергали ишемическому прекондиционированию ($p < 0,0001$, рис. 1). Нарушения движений в обеих группах начали возникать на второй минуте звуковой экспозиции, однако к 14-й минуте их число в контрольной группе было достоверно выше, чем в опытной группе ($p < 0,02$, рис. 2). При финальном звуковом воздействии степень нарушения движений у крыс после ишемического прекондиционирования была ниже в среднем на 1 балл ($p < 0,001$). При этом легкие нарушения движений преобладали только в опытной группе (9 крыс, $p < 0,001$), а тяжелые — преимущественно в контрольной (8 крыс, $p < 0,05$, рис. 3). В контрольной группе смертность животных во время акустического стресса составила 31 % (4 крысы), тогда как в опытной группе не погибло ни одно животное ($p < 0,05$).

У 15 % крыс контрольной группы и у 23 % крыс опытной группы развились субдуральные и субарахноидальные кровоизлияния. Средняя площадь субдуральных и субарахноидальных кровоизлияний составила $0,024 \pm 0,018$ отн. единиц в контрольной группе и $0,033 \pm 0,018$ в опытной ($p > 0,05$).

Результаты экспериментов свидетельствуют о том, что ишемическое прекондиционирование в прерывистом режиме, по-видимому, усиливает тормозные процессы в ЦНС крыс линии КМ, так как снижает судорожную готовность этих животных. Это выразилось и в уве-

личении латентного периода развития эпилептиформного припадка. Однако на интенсивность припадков и, следовательно, на возбудимость нейронов в целом циркуляторная гипоксия влияния не оказала.

По данным разных авторов, во время эпилептиформных судорог происходит увеличение мозгового кровотока от 50 % [Вишлеб 1996] до 900 % [Ивашев и др. 1991; Meldrum, Nilsson 1976; Ingvar, Siesjö 1983]. Однако возросшие метаболические потребности возбужденных нейронов в кислороде и глюкозе, по-видимому, все же не удовлетворяются [Ingvar, Siesjö 1983; Zhao et al. 2009]. Это позволяет заключить, что нарушения движений, которые регистрируются во время длительной звуковой экспозиции, отражают не только нарушения мозгового кровообращения геморрагического типа, возникающие вследствие разрывов венозных сосудов при повышении артериального давления выше верхней границы ауторегуляции мозгового кровотока [Власов С. Г. и др. 1991], но и прогрессирующую гипоксию нервной ткани. Действительно, создатели этой уникальной линии животных пишут о том, что действие сильного звука вызывает у крыс линии КМ нарушения мозгового кровообращения, осложненные кровоизлияниями в мозг и гипоксией нервной ткани [Крушинский 1960]. Гистологические исследования обнаруживают характерные для кислородной недостаточности патологические изменения нервных и глиальных клеток [Ничков, Кривицкая 1969]. В наших опытах легкие нарушения движений возникали практически у животных обеих групп, начиная со 2-й мин прерывистого звукового раздражения, но резко нарастали к 14 мин только в контрольной группе. В конце звуковой экспозиции у контрольных животных преобладали «тяжелые» нарушения движений, в то время как у крыс, подвергавшихся ишемическому прекондиционированию, они относились к категории «легких». К сожалению, крысы данной выборки оказались устойчивы к развитию внутричерепных кровоизлияний: в контрольной группе кровоизлияния возникли только у двух животных. В связи с этим в данной серии экспериментов оказалось невозможным оценить влияние ишемического прекондиционирования на возникновение внутричерепных кровоизлияний. Таким образом, крысы линии КМ, подвергнутые кратковременной циркуляторной гипоксии, стали устойчивы к действию звука. В этой группе не погибло ни одного животного, тогда как в контрольной группе погибла практически треть крыс (31 %). Гибель животных во время звукового стресса связывают не только с внутричерепными кровоизлияниями, но и с образованием тромбов в предсердиях и отеком легких [Родионов и др. 1988]. Таким образом, ишемическое прекондиционирование в прерывистом режиме оказало защитное действие на ЦНС крыс линии

КМ при акустическом стрессе и, по-видимому, усиливало тормозные процессы в ЦНС и увеличило устойчивость нейронов к гипоксии.

Обсуждая механизмы ишемического preconditionирования, хотелось бы отметить, что наиболее полно они изучены в опытах *in vitro* на срезах мозга и культурах клеток, а также на различных моделях церебральной ишемии у животных [Obrenovitch 2008]. В то же время начиная с 1940-х гг. стали появляться сообщения клиницистов о том, что перенесенная сублетальная ишемия мозга (как правило, транзиторные ишемические атаки) увеличивает устойчивость пациентов к последующей тяжелой ишемии. На протяжении многих лет этому феномену не уделяли должного внимания, и только в 90-х гг. уже упоминавшиеся выше эксперименты японских исследователей на песчанках дали резкий толчок к изучению данного явления [Sommer 2009]. Действительно, эпидемиологические исследования демонстрируют, что кратковременные ишемические атаки снижают вероятность летального исхода при последующем инсульте [Zsuga et al. 2008; Weih et al. 1999]. В экспериментальных исследованиях на животных обнаружено, что ишемическое preconditionирование оказывает нейропротекторный эффект, снижая патологические последствия последующего искусственно вызванного ишемического инсульта — происходит уменьшение объема инфаркта мозга [Самойленкова и др. 2007]. Согласно адаптационной концепции Ф. З. Меерсона, стимуляция резервных возможностей организма в процессе адаптации к гипоксии является основой повышения устойчивости организма к разнообразным повреждающим факторам [Меерсон 1981]. Ишемическая толерантность развивается с включением целого ряда механизмов. Однако среди этих механизмов особенно выделяют активацию фундаментальных механизмов клеточной защиты. К ним можно отнести активацию антиоксидантной системы [Glantz et al. 2005], синтез белков теплового шока [Ge et al. 2008] и клеточных детерминант, определяющих гибель или выживание клетки [Racay et al. 2009; Zhang Q.-G. et al. 2009]. Снижение выраженности воспалительного ответа [Obrenovitch 2008], сдвиг баланса возбуждающих и тормозных медиаторов в сторону последних [Obrenovitch 2008] также вносят вклад в реализацию защитных эффектов ишемического preconditionирования мозга.

Одним из важных механизмов развития ишемической толерантности является активация митохондриальных АТФ-чувствительных K^+ -каналов [Ibid.]. Активация этих каналов при дефиците АТФ приводит к деполяризации внутренней мембраны митохондрий и снижению аккумуляции в них кальция (защитное действие) [Watanabe et al. 2008]. Как полагают, активация АТФ-чувствительных калиевых каналов ве-

дет к нормализации клеточного метаболизма и препятствует катастрофическому снижению АТФ [Ardehali, O'Rourke 2005; Liu et al. 2009].

Ишемическое preconditionирование, по-видимому, способствует поддержанию более оптимального кровообращения в мозге и целостности его сосудистой системы при экстремальной гипоксии. Так, обнаружено, что ишемическое preconditionирование предупреждает критическое снижение мозгового кровотока при экстремальной ишемии [Hoytea et al. 2006], а также содействует его ускоренному восстановлению при реперфузии [Nakamura et al. 2006] и сохранению целостности гематоэнцефалического барьера [An, Xue 2009; Masada et al. 2001].

Нейрохимические особенности крыс линии КМ состоят, в частности, в том, что концентрация тормозных аминокислот (ГАМК, глицина, таурина) в ряде структур мозга повышена, что обеспечивает стабильность этих животных в покое, однако, содержание глицина в гиппокампе снижено, что связывают с низким судорожным порогом данного отдела мозга у этих крыс [Семюхина и др. 2006; Раевский и др. 1995]. В продолговатом мозге, структуре функционально важной для инициации аудиогенной эпилепсии, увеличено содержание возбуждающих аминокислот (глутамат, аспартат) и существует дисбаланс тормозных аминокислот (повышенное содержание глицина и сниженное — ГАМК и таурина) [Раевский и др. 1995]. Показано, что ишемическое preconditionирование снижает возбуждающую (глутаматную) нейротрансмиссию, и усиливает тормозную, опосредуемую ГАМК [Dave et al. 2005], усиливает обратный захват глутамата и удаление его из внеклеточного пространства [Obrenovitch 2008; Douen et al. 2000]. Можно полагать, что подобные эффекты ишемического preconditionирования привели к снижению возбудимости ЦНС у крыс линии КМ в наших экспериментах, что выразилось в увеличении латентного периода развития припадка.

В то же время для формирования ишемической толерантности необходима умеренная активация глутаматных рецепторов, так как она запускает внутриклеточные сигнальные пути, обуславливающие выживание клетки, и ослабляет проапоптотические каскады в уязвимых областях мозга [Zhang Q.-G. et al. 2009; Chen et al. 2008]. Активация глутаматных рецепторов также приводит к увеличению в мозге содержания нейротрофических факторов, в частности, способствует ускоренному высвобождению мозгового нейротрофического фактора (BDNF) [Obrenovitch 2008; Liu et al. 2009], повышающего ишемическую устойчивость мозга [Yanamoto et al. 2000]. По-видимому, ишемическое preconditionирование у крыс линии КМ через умеренную активацию глутаматных рецепторов запускает определенные механизмы клеточ-

ной защиты и вместе с этим снижает глутаматэргическую возбуждающую нейротрансмиссию при звуковом воздействии, что в целом повышает устойчивость этих животных к акустическому стрессу.

Таким образом, прерывистое ишемическое прекондиционирование путем попеременного пережатия общих сонных артерий увеличивает через 24 часа устойчивость крыс линии КМ к акустическому воздействию, что выражается в увеличении латентного периода до развития эпилептиформных судорог, уменьшении смертности и снижении выраженности нарушений движений.

Данные, изложенные в настоящей статье, — это, разумеется, только часть большого экспериментального материала, который накоплен на факультете фундаментальной медицины МГУ имени М. В. Ломоносова. И метод ишемического прекондиционирования, и другие эмпирические подходы к исследованию особенностей мозгового кровотока в условиях генетически детерминированной патологии мозга крыс КМ являются перспективным путем для развития исследований, успешное начало которым положили Л. В. Крушинский и его сотрудники более 50 лет назад.

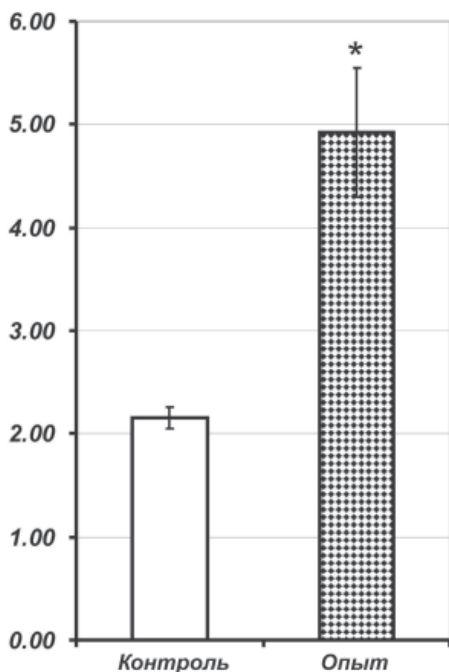


Рис. 1. Латентный период до начала судорожного припадка во время звукового воздействия у крыс линии КМ через 24 ч после ишемического прекондиционирования

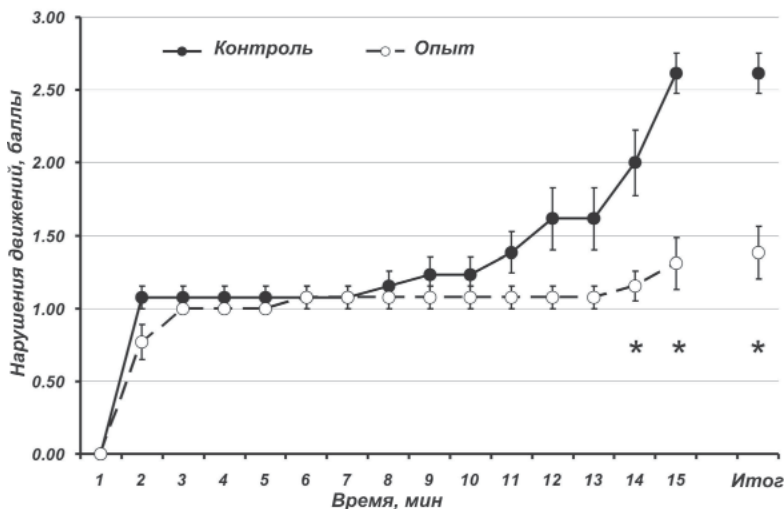


Рис. 2. Динамика развития нарушений движений у крыс линии КМ во время звуковой экспозиции через 24 ч после ишемического preconditionирования

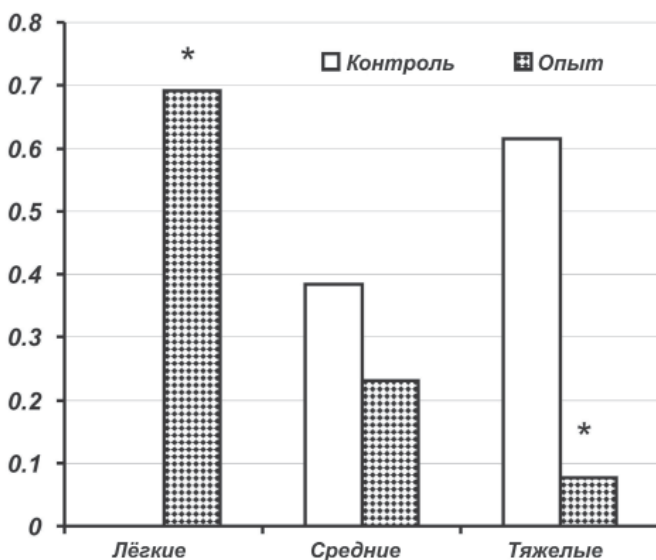


Рис. 3. Частота встречаемости нарушений движения разной выраженности во время звукового воздействия у крыс линии КМ через 24 ч после ишемического preconditionирования. По оси ординат — частота встречаемости легких, средних и тяжелых нарушений движений от общего количества животных в каждой группе

Раздел 6

Мозг и поведение.
Общие проблемы

ГЕТЕРОХИМИЗМ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ГЕНЕРАТОРОВ ПОВЕДЕНИЯ

Д. А. Сахаров

Хочу выразить признательность составителям сборника памяти Л. В. Крушинского за предложение принять в нем участие статьей по теме моего сообщения на конференции «Когнитивная наука в Москве: новые исследования» [Сахаров 2011]. Для меня знаменательно, что эта тема развилась из доклада, сделанного мной в 1983 году по приглашению Леонида Викторовича, который был организатором авторитетного симпозиума, проходившего в рамках XIV Всесоюзного съезда физиологов. Я поделился с участниками симпозиума наблюдениями, которые демонстрировали способность серотонина интегрировать ответы множественных мишеней в целостный ответ системы. Тогда же возникло предположение, что в паттерн-генерирующем нейронном ансамбле каждое нейротрансмиттерное вещество по-своему формирует целое из локальных мишеней, то есть выполняет свою специфическую интегративную функцию [Сахаров 1983]. Эта, вскоре детально изложенная, концептуальная схема [Сахаров 1984] стала отправной точкой для ревизии представлений о биологическом субстрате нервной деятельности.

МОЗГ — УСТРОЙСТВО, ВЫПОЛНЕННОЕ БИОЛОГИЧЕСКИМИ СРЕДСТВАМИ

Мне кажется, что приглашение Крушинского не было случайным. Крушинский смотрел на мозг глазами натуралиста школы Н. К. Кольцова и был поэтому ориентирован на преодоление традиционного разрыва между нейрофизиологией и общей биологией. Мои прежние работы по установлению нейрональных гомологий [Сахаров 1970] могли казаться Крушинскому шагом в этом направлении. Я видел, что он проявляет к ним интерес, чувствовал поддержку Крушинского.

С особой настойчивостью про исторически сложившийся отрыв физиологии от других дисциплин биологического цикла писал мой учитель Х. С. Коштоянц (1900—1961) [Коштоянц 1932]. Коштоянц считал, что нервная система работает посредством механизмов, унаследованных от донервных регуляторных систем [Коштоянц 1959], и не скрывал скептического отношения к описанию нервной деятельности в понятиях электричества. В частности, нейроактивные вещества, секретируемые нервными клетками, не были для Коштоянца обезличенными, он рассчитывал найти каждому из них свое, особенное участие в регуляторных взаимодействиях [Артемов, Сахаров 1986]. Напротив, в глазах электрофизиологов продукт нейрональной секреции был (и, увы, остается) безликим «медиатором нервного импульса», то есть фактором, который обеспечивает целостность субстрата, проводящего электрический сигнал.

Биологическое понимание мозга, сближавшее нас, школу Коштоянца, с Крушинским, и поныне носит несколько диссидентский характер, поскольку оно противоречит все еще господствующей традиции искать фундаментальные механизмы нервной деятельности не в самом мозге, а в преходящих продуктах инженерных наук. При Декарте это были гидравлические устройства, позже — электрическая цепь, телефонная станция, голограмма, компьютер, искусственные нейронные сети...

В последние годы жизни Коштоянц концентрировал внимание своего коллектива на поиске новых сигнальных молекул и на анализе биохимических механизмов их действия [Коштоянц 1961]. Впоследствии физиологи школы Коштоянца существенно продвинулись в разработке его теоретического наследия (Т. М. Турпаев — первое доказательство белковой природы клеточных рецепторов; Г. А. Бузников — демонстрация участия «нейротрансмиттеров» в механизмах раннего эмбриогенеза). За десятилетия, прошедшие после кончины Коштоянца, разительно изменилось содержание профессиональных журналов: основная масса исследователей мозга перестала интересоваться электрическими манифестациями и переключилась на вещества, реакции, гены. Аналоговые подходы все более уступают место биологическим. Мы вправе квалифицировать происходящие изменения как незавершенную революцию, то есть как эпоху смены парадигм.

Вопрос о биологическом субстрате нервной деятельности будет здесь рассмотрен с этих позиций и в историческом контексте.

СТРУЙНАЯ ПАРАДИГМА

Воплощенная в парадигме «специальная картина мира» приводит знания в систему и, что намного важнее, диктует, как истолковывать факты и формулировать теории. (Не следует путать с лабораторным новоязом, где «парадигма» — методическая пропись.) Настоящие парадигмы вызревают редко и держатся долго, являя поразительную живучесть не только в быту (вспомним: «солнце взошло», «принимая всем сердцем», и т. п.), но и в серьезной науке. При смене парадигмы наука не обязательно только выигрывает — бывают и потери. Сказанное полностью относится к фундаментальным представлениям о субстрате нервной деятельности.

По большому счету, электрическая парадигма мозга была всего лишь второй в истории европейской мысли. До того как нервную деятельность стали описывать в понятиях электричества, ее связывали со струением невидимой подвижной субстанции, *esprits animaux* (*animal spirits* в английской литературе, «животные дýхи» в неуклюжем русском переводе). Струйная парадигма продержалась более двух тысяч лет. Полости мозга, вздутие работающих мышц — вот реальность, на которую опирались наши предшественники, пытавшиеся представить, как мог бы работать механизм управления телом. Остальные элементы картины пришлось дорисовывать. К ним относятся каналы нервов, якобы трубчатых, и невидимый носитель мозговых распоряжений, струя которого надувает мышцы.

Уже Гален (130—200) полагал, что носитель распоряжений материален. Декарт (1596—1650) трактовал его как легчайшую фракцию фильтрата крови. Добавив к умозрительному носителю нафантазированные ниточки чувствительных нервов, управляющие заслонками желудочков, Декарт довел струйную парадигму до совершенства. Она позволяла ему без дополнительных натяжек объяснять все мозговые феномены — от эмоций и управления движениями до чувствований и ума. Однако каких-либо прямых свидетельств существования подвижной субстанции, а также ниточек, связывающих ее резервуары с сенсорикой, получено не было [Cosenza 2002—2003].

Надежда на материализацию носителя распоряжений родилась с открытием Гальвани (1737—1798) животного электричества. Переломными для физиологии нервной системы стали 1850—1852 гг., когда Гельмгольц (1821—1894) экспериментально показал, что животное электричество передвигается по двигательному нерву со скоростью, доступной если не пониманию, то измерению. Современники без тени сомнений экстраполировали результаты Гельмгольца на чув-

ствительные нервы и на мозг. Потребность в полостях и трубочках отпала, зато появилась потребность в проводниках электричества. Физиология нервной системы стала электрофизиологией, биологическим субстратом нервной деятельности стали «проводящие пути нервной системы» [Clower 1998].

И сразу же возникли проблемы.

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ПАРАДИГМА

Подобно току жидкости по трубкам, движение электричества по проводникам мыслилось не совместимым с разрывами. Но к тому времени, когда нервную систему стали понимать как систему проводников животного электричества, в биологии уже утвердилась клеточная теория. Она стала хроническим испытанием для науки о мозге. Общебиологическая теория требовала делить субстрат нервных процессов на независимые единицы — клетки, а новая парадигма (к сожалению, в согласии со здравым смыслом) требовала, чтобы субстрат был неразрывным и единым.

На рубеже XIX и XX столетий наполненность мозга клетками уверенно подтвердила микроскопия. Однако препараты, полученные серебрением срезов, не были однозначно прочитаны — два тогдашних корифея нейрогистологии видели в микроскоп разное. Это известная история, она настолько поучительна, что полезно освежить ее в памяти. Оба корифея были мощно мотивированы идеей электрической сигнализации, оба доказали неразрывность субстрата, но их доказательства были взаимоисключающими. Диктат предвзятости сыграл со знаменитыми гистологами злую шутку.

С именем одного из них, итальянца Камилло Гольджи (1843—1926), связана синцитиальная версия электрической парадигмы («ретиккуляризм»). По Гольджи, тонкие ветви отростков нервных клеток сливаются, образуя синцитий и тем обеспечивая целостность проводящей системы. Другой корифей, испанец Сантьяго Рамон-и-Кахал (1852—1934), на запрос парадигмы ответил иначе: нервные клетки («нейроны») в синцитий не слиты, но общее эмбриональное происхождение делает их настолько схожими, что целостность субстрата обеспечивается межклеточными стыками («синапсы»). (Так стыки между рельсами обеспечивают непрерывность железнодорожного пути.) Кахал, наряду с физиологом Чарльзом Шеррингтоном (1857—1952), стал основателем нейронной теории. Заметим, что общность происхождения нервных клеток была декларирована Кахалом опять

же под давлением электрической парадигмы; в действительности нейроны развиваются из нескольких эмбриональных закладок.

Как видим, в каждой из двух трактовок клеткам отказано в самостоятельности. Зато и волки сыты (признано клеточное строение мозга), и овцы целы (электрический носитель сигнала обеспечен нераздельным проводником). Тот факт, что гистологические препараты описывались двумя корифеями существенно по-разному, создавал определенную неловкость, но ее элегантно устранили одновременным (1906) присуждением Нобелевской премии каждому из них [Ramón y Cajal 1906; Golgi 1906].

Также и последующие присуждения вряд ли способствуют престижу Нобелевских премий. Их в нашей области чаще получал не тот, кто предлагал новое понимание, а тот, кто отличился в поисках компромисса между парадигмой и фактами. В 1936 году Нобелевскую премию дали Генри Дейлу за «передачу нервного импульса» через «синаптическую щель», то есть за якобы восстановление целостности проводящего субстрата в жидкой межклеточной среде. В 1963 году лауреатом становится сжигаемый противоречиями, прилежный, но непоследовательный разработчик синаптической доктрины Джон Эклс, который, в частности, в стремлении отгородить синаптическую щель от межклеточного пространства постулировал диффузионные барьеры, впоследствии оказавшиеся фикцией. Лауреат 2000 года Эрик Кандель прославил себя суждением о ненужности для мозга всех нейротрансмиттерных веществ, кроме какого-нибудь одного. Впрочем, было бы несправедливо порицать Нобелевских лауреатов задним числом: они подчинялись господствующей парадигме, то есть делали то, что ученые называют нормальной наукой.

ОТРАЖЕНИЕ СТИМУЛА ИЛИ ЭНДОГЕННЫЙ ПРОДУКТ?

Ограничив биологический субстрат нервных процессов функцией проведения электричества («нервного импульса»), новая парадигма должна была ответить на вопрос: откуда берется то, что проводится? Ответ казался простым и самоочевидным: нервный сигнал это преобразованный в электричество внешний стимул.

Напомню, до открытия животного электричества считали, что носитель команд, получаемых эффекторами, вырабатывается мозгом. Мозг был активным участником механизма управления. Роль внешнего стимула тогда сводили к высвобождению эндогенного (выработанного субстратом) продукта (носителя команды) из мозговых

депо. Это замечательное прозрение ушло из науки вместе со струйной парадигмой. Согласно новой, электрической парадигме, мозг ничего не производит, он только *проводит* к эффектору команду, родившуюся на сенсорной периферии. Возникло представление о рефлекторной дуге, взявшее у Декарта термин «рефлекс», но не его содержание. Идея активного мозга, активного субстрата нервной деятельности оказалась похороненной. Напротив, идея пассивного субстрата — рефлекторная доктрина — получила широчайшее признание.

Концепция рефлекторной дуги выстроена под рожденный внешним стимулом электрический нервный импульс — бегунок, которому предназначено отразиться от мозга, достичь исполнительной периферии и вызвать эффект. В действительности, бегунок (потенциал действия) — это вспомогательный механизм, обслуживающий только собственную клетку. В нейронах с короткими отростками уровнем секреции управляет локальный рецепторный потенциал, и потенциала действия в таких нейронах нет, он просто не нужен. Нет в нем нужды и для осуществления межнейронных взаимодействий, если в них не участвуют нейроны с длинным отростком. В таких нейронах рецепторный потенциал не может дотянуться до отдаленных мест секреции (терминали аксона), и тогда на помощь приходит спайковый разряд. Это все, других функций, за малыми исключениями, потенциалы действия не выполняют, остальное мифология. Однако «нервный импульс» вне всякой логики приобрел в физиологии могущество, сравнимое с властью страшного Тараканища в сказке Корнея Чуковского. Вся картину деятельности мозга подчинили отраженному сигналу, рефлекторным принципом клялись все, от физиологов и психологов до философов и политиков.

Идея пассивного субстрата представляется априорно ущербной. Жизнь ведь вообще активный феномен — спонтанный, саморазвивающийся, самоорганизующийся. Так или иначе, уже в начале XX столетия концепция рефлекторной дуги вызывала недоверие, даже неприятие у некоторых видных специалистов по мозгу. Однако их аргументы в пользу активного центрального фактора предьявлялись лишь на словесном уровне — с привлечением нестрогих определенных понятий («центральные детерминанты» необихевиористов, «доминанта» А. А. Ухтомского, «целеустремленность» Н. А. Бернштейна, и т. п.). Звучали новые понятия физиологично (например, «очаг возбуждения» того же Ухтомского), но, оставаясь метафорами, не подсаживали решающих экспериментов. Опыты пионеров-одиночек, иногда вполне перспективные [Brown T. 1911], не носили системного характера, поэтому их результаты уходили в песок.

Экспериментальное опровержение рефлекторной дуги произошло лишь во второй половине XX столетия. Его предъявила новая биологическая дисциплина — нейроэтология, цель которой была сформулирована так: описание поведения в понятиях нейрона [Hoyle 1970]. Нейроэтология позаимствовала у нейрофизиологии персонал и инструментарий, но ее подходы к проблеме биологического субстрата были вполне оригинальными, они родились благодаря совмещению двух исследовательских стратегий, которые до того существовали в стороне от нейрофизиологического мейнстрима.

Одним из источников стала молодая ветвь зоологии — этология. В среде европейских натуралистов, наблюдавших поведение птиц, рыб, насекомых, счастливо возродилась забытая идея высвобождения. Заметим, что глава этологов Конрад Лоренц (1903—1989) поначалу верил в «цепные рефлексы» (chain reflex) Шеррингтона. Согласно этому представлению (которое долго разделяли все значимые фигуры мировой нейрофизиологии), каждая фаза моторного паттерна служит, по механизму обратной связи, стимулом для следующей фазы [Sherrington 1947]. Однако собственные наблюдения вынудили Лоренца отказаться от рефлекторной концепции и признать эндогенную природу и целостный характер поведенческих актов. По Лоренцу, при перепроизводстве мозгом гипотетического носителя эндогенной команды может иметь место самопроизвольное, спонтанное высвобождение специфического поведения. В этом Лоренц пошел дальше Декарта.

Особенно важным для развития нейроэтологии оказалось представление этологии о поведенческом репертуаре. Согласно заключениям этологов, набор (ассортимент) поведенческих актов конечен. (Я намеренно закрываю сейчас глаза на то, что акты бывают разного происхождения, могут находиться в процессе формирования и на другие осложняющие детали.) Существенно здесь вот что: репертуар — совокупность единиц. Элементарная единица поведения — такая, как fixed action pattern (твердый распорядок действий), это уже нечто, доступное клеточному анализу, с этим можно работать.

Другим источником собственных подходов стали для нейроэтологии работы по деафферентации моторных центров. Начиная с 1930-х гг. исследования в этом направлении систематически проводились на низших позвоночных рядом европейских исследователей (E. von Holst, J. Gray, H. W. Lissmann и др.). Идея была проста: показать, что координированная моторика (в частности, локомоция) возможна и без получения центром обратной сенсорной связи от эффектора. Однако продемонстрировать это доказательно, работая

на целых животных или на полуинтактных препаратах, оказалось непросто, а для перехода к изолированным препаратам моторных центров не созрел инструментарий. Развернутый обзор ранних (все еще уязвимых) свидетельств спонтанности (эндогенности) моторных ритмов у низших позвоночных и беспозвоночных дал в 1957 г. Коштоянц в своем руководстве по сравнительной нейрофизиологии [Коштоянц 1957].

Первым убедительным доказательством эндогенности моторной программы принято считать работу Дональда Вильсона, который исследовал происхождение летательного ритма саранчи [Wilson 1961]. Вильсон был, судя по всему, хорошим экспериментатором и смелым скалолазом, он рано погиб, спасая товарищей в бурном горном потоке [Currie 2011]. Возможно, по этой причине американские коллеги приписывают ему несколько больше того, что он сделал. На самом деле, Вильсон, как и его предшественники, работал на полуинтактном деафферентированном препарате — то есть, теоретически возможность обратной связи от эффектора не была в его экспериментах полностью исключена.

Настоящий перелом наступил, когда к анализу клеточных механизмов поведения привлекли микроэлектродную технику и новые, адекватные технике, объекты. Очень ко времени оказалось обнаружение нашей группой гигантских нейронов у морского донного слизня — тритонии (*Tritonia diomedea*, Gastropoda Nudibranchia) [Беринцев и др. 1964]. Деннис Виллоуз, аспирант идеолога нейроэтологии Грэма Хойла, работая на тритонии, стал, по всей очевидности, первым, кто на уровне картированных, идентифицируемых нейронов проанализировал механизм центрального формирования координированных моторных актов [Willows 1967; 1968].

Упрощая свои препараты, несколько групп исследователей независимо обнаружили, что моторные акты с хорошо координированным участием разных мышц могут продуцироваться полностью изолированными фрагментами центральной нервной системы. Понятно, что в этих условиях центральные команды уже не вызывают реального поведения, моторика становится виртуальной, но сами команды вполне реальны, их можно регистрировать в нейронах ансамбля и в моторных нервах. Такое поведение стали называть фиктивным: фиктивное шагание, фиктивное дыхание, и т. п. Возник и утвердился термин *central pattern generator*, CPG (центральный генератор распорядка действий, принятая в русской литературе аббревиатура — ЦГ). Так стали называть ансамбль нейронов, генерирующий поведенческую программу.

К концу 1960-х гг. микроэлектродные эксперименты с использованием изолированных фрагментов ЦНС и фиктивного поведения безоговорочно подтвердили, что генерация поведенческих команд возможна без участия сенсорной и моторной периферии. Актуальным стал вопрос: как генераторы создают свои распоряжения (команды)? Иными словами, посредством каких механизмов клеточное сообщество (нейронный ансамбль) формирует упорядоченную особым образом выходную активность?

Нашелся ответ: ЦГ — это синаптически организованная сеть жестко связанных между собой нейронов, каждый из которых обладает набором фиксированных свойств (концепция «wiring»). Схемы генераторов, устроенных таким образом, стали все чаще появляться в специальной литературе. В схемах иногда отсутствует внешний источник «нервного импульса», что противоречит стандартной электрической парадигме, но эта аномалия осталась незамеченной на фоне множества других.

ГЕТЕРОХИМИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА, РАННЯЯ РЕДАКЦИЯ

Вместе с тем казалось возможным привлечь к объяснению устройства ЦГ накопившиеся знания о множественности сигнальных молекул нервной системы. Я предложил рабочую гипотезу, по которой адресация межнейронных сигналов обеспечивается в ЦГ не специфичностью анатомических (синаптических) связей (как принято считать), а специфичностью сигнальных молекул и чувствительных к ним рецепторов. Гипотеза предсказывала химическую гетерогенность клеточного состава нейронных ансамблей, способных генерировать упорядоченную (patterned) активность. Это предсказание доступно проверке. Химическая адресация сигналов делает ненужными диффузионные барьеры, постулированные ради удержания медиатора в синаптической щели, без чего не может надежно функционировать синаптически организованная нейронная сеть. Наличие или отсутствие барьеров также проверяемо.

Как уже упомянуто, гипотеза была выведена из наблюдений, которые свидетельствовали о способности серотонина оказывать синергичное действие на разные мишени, интегрируя их ответы в целостный ответ системы [Сахаров 1983; 1984]. Мной это было показано на улитке, и одновременно в США группа Лента сообщила об интеграции серотонином пищевого поведения у пиявки [Lent, Dickinson 1984]. Чарльз Лент, по свидетельству коллег, избегал стандартных

задач [Dickinson M. 1993]; очевидно, поэтому его перспективные разработки не получили поддержки и заглохли. В этом же ряду можно рассматривать работу, тоже 1984 года, в которой моторная система саранчи давала согласованный ответ на инъекцию нейротрансмиттерного вещества в центральный нейропил [Sombati, Hoyle 1984].

Осенью 1982 года я вынес гетерохимическую схему на обсуждение Всесоюзной нейробиологической школы (Казань). Гипотеза вызвала веселый, но сочувственный интерес, мой талантливый (ныне, увы, покойный) коллега Л. Л. Воронин даже позабавил участников школы поэмой, в которой ехидно выщучивал неуклюжую метафору, которой я пытался пояснить свои построения. Вскоре после доклада на симпозиуме Л. В. Крушинского [Сахаров 1983] и развернутого обоснования гипотезы в книге, адресованной преподавателям биологии [Сахаров 1984], я обсудил ее на конференции «Простые нервные системы» (1985, Казань). Вот дословно, по сборнику сообщений конференции, мои тогдашние формулировки (сокращения касаются ссылок на рисунки; системой я называю локальную нейронную систему, то есть то, что ныне назвал бы нейронным ансамблем):

Концепцию анатомических (т. е. синаптических) каналов связи предлагается рассматривать как идеализацию, т. е. предельный, а не общий случай; в качестве противоположного теоретического предела выдвигается представление об идеальной бессинаптической системе, в которой избирательность контактных взаимодействий обеспечивается гетерохимичностью системы и химическими каналами связи. (Под идеализацией здесь подразумевается известный прием анализа, когда рассматривают теоретическую модель объекта, пренебрегая какими-то из его реальных свойств.)

Рассмотрим обе идеализации на примере системы из трех нейронов — А, Б и В, связанных таким образом, что система работает как трехфазный генератор. Нейрофизиологическая феноменология такого рода характерна для реальных нейронных систем (в частности, для нейрональных генераторов ритмической мышечной активности). Интерпретируя, как это принято, такие системы в понятиях синапса, им приписывают свойство анатомической упорядоченности, связывая так называемые< постсинаптические потенциалы и упорядоченную нейронную активность с наличием специфических контактов. По синаптической модели, сферой действия медиатора является синаптическая щель — компартмент межклеточного пространства, входящий в состав анатомического канала связи, синапса. Эта особенность модели позволяет пренебрегать разнообразием медиато-

ров: для функционирования рассматриваемой и любой другой, сколь угодно сложной нейронной системы необходим и достаточен один медиатор. В самом деле, при описании нейронных систем знаниями о химизме нейронов принято пренебрегать как несущественными.

Предположим теперь, что система лишена специфических контактов: вся поверхность каждого из трех нейронов наделена одинаковыми секреторными и рецепторными свойствами, отростки контактируют случайным образом, переплетаясь в общем, не разделенном на компартменты внеклеточном жидком матриксе. Сможет ли такая бессинаптическая система по-прежнему функционировать? Сможет — при условии, что каждый из трех нейронов выделяет собственный медиатор и имеет нужный тип рецептора к медиаторам двух других нейронов. ... Бессинаптическая модель, в отличие от синаптической, составлена из качественно разнородных клеточных элементов (и в этом смысле подобна реальным нейронным системам, которые всегда гетерогенны); это усложнение сопряжено с такими преимуществами, как простота конструкции (неструктурированный, анатомически не упорядоченный нейропил, плексус и т. п.) и простота управления (медиатор выполняет роль фактора, интегрирующего систему в целом) [Сахаров 1985: 78—80].

Добавлю, что на рисунке, которым иллюстрировалось это сообщение, я наделил клетки способностью к постингибиторному возбуждению, как это свойственно всем (или хотя бы многим) реальным биологическим нейронам. Этим обеспечивается спайкование каждой из трех клеток, которые благодаря трансмиссивным взаимодействиям самоорганизуются в ансамбль, генерирующий трехтактную циклическую активность.

НЕЙРОЭТОЛОГИЧЕСКИЕ СЮРПРИЗЫ

Таким образом, в объяснении устройства ЦГ обозначилась теоретическая оппозиция: *синаптическая сеть* vs. *гетерохимический ансамбль*. Решающее слово оставалось за результатами экспериментальных исследований.

Одно из проявлений поведения тритонии, описанных Виллоузом, называется *escape swim* (спасительный отскок). Это эпизодический моторный акт, позволяющий медлительному моллюску быстро удалиться на безопасное расстояние от хищника — морской звезды. В природе такое поведение высвобождается химическим агентом,

исходящим от звезды; в эксперименте на изолированном мозге программу можно запустить стимуляцией определенного нейрона, который был назван командным. Поведенческий эпизод представлен серией резких изгибов тела (чередующихся дорзальных и вентральных флексий), он прекращается так же внезапно, как начинается. Априорно не видно принципиальных трудностей для расшифровки биологического субстрата этого стереотипного акта. Расшифровать — значило бы описать его центральный механизм на языке межнейронных взаимодействий, то есть понять, как, когда и почему в ходе реализации поведенческой программы меняется активность индивидуальных нейронов и что лежит в основе смены фаз.

Центральный генератор escape swim тритонии стал одним из основных модельных объектов нейроэтологии. Не менее продуктивны еще несколько моделей этого рода — стоматогастрический генератор «желудочной мельницы» некоторых ракообразных, локомоторные генераторы медицинской пиявки и пелагического моллюска морского ангела (*Clione limacine*, Gastropoda Pteropoda). Список таких ЦГ невелик, расширить его можно лишь немного. На этих избранных объектах уже несколько поколений нейроэтологов изучают эндогенную генерацию поведения.

Как уже сказано, исходные объяснения устройства ЦГ следовали идеологии монтажной схемы (напр., [Arshavsky et al. 1985; Eisenhart et al. 2000; Elliott, Susswein 2002]). Это было естественно для электрической парадигмы. Однако знания об организации и функционировании ЦГ стремительно развивались, свидетельствуя о способности ЦГ к динамическим изменениям.

Сказанное удобно иллюстрировать примером из работ по escape swim тритонии. Ранние результаты подтверждали, по мнению авторов, «the theory that this CNS is highly ordered on either a physiological or anatomical basis, or both, at the unit level» [Willows, Hoyle 1968: 456]. Это еще wiring. Через две декады работавший на том же препарате Питер Геттинг в обзорно-теоретической статье, озаглавленной «Emerging principles governing the operation of neural networks», призвал к пересмотру принципов организации биологических «нейронных сетей»: свойства нейронов изменчивы, «сети» лабильны [Getting 1989].

Особенно продуктивными в этом отношении стали исследования на стоматогастрическом ганглии ракообразных. На смену жесткой монтажной схеме последовательно приходили представления о модулируемых генераторах, о радикально переформируемых генераторах и даже о преходящей способности новообразующегося ЦГ использовать нейроны других «сетей» [Harris-Warrick et al. (eds) 1992].

И все же судьбоносной было бы справедливо считать именно статью Геттинга 1989 года. За год до появления статьи ее автор навсегда вышел из строя (обширный инсульт мозга) [Johnson, Obituaries 2009], ему не было дано стать свидетелем сильнейшего впечатления, которое его концептуальные выводы произвели на профессиональное сообщество.

Как это часто бывает, многие «задним умом» осознали, что наблюдали у своих объектов динамические изменения свойств нейронов. Сказанное в полной мере относится к нашей группе. Но до Геттинга эти наблюдения не связывали с механизмом перестройки поведенческих актов.

И «ХИМИЧЕСКИЙ УКОЛ», И НЕЙРОТРАНСМИТТЕРНЫЙ ТОНУС

Представляя гетерохимическую гипотезу на конференциях и в печати [Сахаров 1990; 2010], я не раз имел возможность выслушивать критику. Она, как правило, носила благожелательный характер (напр., [Сахаров 2010]). Стандартное возражение сводилось к тому, что, акцентируя внимание на нейротрансмиттерных веществах межклеточного пространства, я жертвую быстрыми (контактными) нейронными взаимодействиями в пользу медленных (дистантных). Это возражение мне кажется неосновательным. Как можно видеть из цитированного выше текста, предложенная схема не отрицает контактных взаимодействий, просто им придается статус предельного (частного) случая, тогда как в рамках синаптической концепции они — общий и единственный случай.

Сводя функцию «передатчика» к стремительному химическому уколу (подействовал — и очистил место для следующего укола), синаптическая концепция исключает другую сторону реальности — тоническое действие нейротрансмиттеров. Именно оно оказалось в центре нашего внимания с середины 1980-х гг., когда исследования в этом направлении мы продолжили на особенно благодатном объекте — морском ангеле (*Clione limacine*, Gastropoda Pteropoda). Эксперименты показали, что выбор между вариантами моторного поведения — медленное вертикальное плавание, стремительное горизонтальное плавание (охота за жертвой) и состояние покоя — определяется у этого хищного пелагического моллюска балансом дофаминового и серотонинового тонусов [Сахаров, Каботянский 1986]. Одновременно Т. Л. Дьяконова продемонстрировала, что мем-

бренные характеристики изолированного нейрона моллюска приобретают существенно новые свойства в присутствии определенного нейротрансмиттера [Дьяконова Т. Л. 1985] или смеси определенных трансммиттерных веществ [Дьяконова Т. Л. 1991]. Существенно, что речь идет не о быстром, уколоподобном действии вещества, а именно о его наличии в среде в стационарной концентрации. Последующий анализ позволил заключить, что это тоническое влияние на свойства нейронов лежит у морского ангела в основе выбора моторного поведения [Kabotyanski, Sakharov 1988; Каботянский, Сахаров 1990].

И снова, в очередной раз, результаты исследований вступили в непримиримое противоречие с синаптической доктриной. Если для «химического укола» еще можно было вообразить какую-то взаимозаменяемость нейротрансмиттерных веществ, то для тонических эффектов она полностью исключена, поскольку у каждого вещества эти эффекты свои.

Решающее значение тонической активности разных нейротрансмиттерных систем для поведенческого выбора было вскоре подтверждено исследованиями на легочных моллюсках (Gastropoda Pulmonata) [Дьяконова, Сахаров 1994а; 1994б; Dyakonova V. et al. 1995], а затем и на модельном насекомом (сверчок *Gryllus bimaculatus*, Arthropoda Insecta) [Dyakonova V. et al. 1999; 2002; Stevenson et al. 2005; Дьяконова, Крушинский 2005].

Попытки объяснить трансммиттер-зависимый выбор поведения в рамках классической синаптической доктрины, например, изменениями «синаптических весов», имеют место, но выглядят вполне беспомощно.

ГЕТЕРОХИМИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА, СОВРЕМЕННАЯ РЕДАКЦИЯ

Сформулированная в 1985 г. гетерохимическая гипотеза дала, как мне кажется, вполне добротную основу для объяснения эндогенных паттернов, но еще не учитывала изменчивости последних. Это сделано в современной редакции. Прежде чем перейти к ней, отмечу результаты, которые свидетельствуют о валидности ранней редакции.

Однозначно подтверждается, что паттерн-генерирующие ансамбли построены из нейронов разных трансммиттерных фенотипов. Насколько мне известно, пока не найдено ни одного исключения из этого правила. Этот факт сам по себе ничего не говорит о функции нейронального гетерохимизма, но указывает на некую его фундаментальную значимость, из чего следует, что нейронная теория, приня-

тая наукой о мозге более столетия назад, должна быть переформулирована в аспекте гетерохимизма.

Не получается примирить ЦГ с рефлекторной дугой. Поначалу казалось, что это просто. Тот же Дон Вильсон, исследовав функционирование проприо- и экстероцептивных входов локомоторного генератора саранчи, пришел к заключению о комплементарном характере отношений между центральной генерацией и рефлексам, чем, по его мнению, повышается надежность системы.

Overall it appears that the flight control system is a very safe one, having a multiplicity of complementing mechanisms. It is centrally pre-programmed, perhaps to the fullest extent possible, but it also has a superimposed set of reflexes which can simultaneously relate the animal to its environment, compensate for bodily damage, and correct errors in its central programme. As a result it can tolerate a high degree of damage and still carry out a very demanding activity [Wilson 1968].

Однако биологический субстрат вряд ли может быть и пассивным проводником, и активным генератором сразу. Если на гетерохимизме зиждется конструкция генератора, то и управляющие генератором входы должны работать по тем же правилам, включаясь в химическую кухню генератора. Так оно и есть в действительности. Гетерохимизм входов — основа адаптивного управления эндогенной активностью центральных генераторов, это убедительно показано на стоматогастрическом генераторе раков. Его входы фантастически гетерохимичны, эффекты входящих аксонов опосредуются здесь десятками типов нейроактивных молекул, которые оказывают модулирующие и трансформирующие влияния на эндогенный моторный ритм [Harris-Warrick et al. (eds) 1992]. Существенно не то, что внешний стимул превращается в электрический сигнал, а то, что электрический сигнал передает послание стимула удаленным секреторным терминалям, которые благодаря этому вносят свою молекулярную лепту в гетерохимизм ансамбля.

Далее. Опровергнуты диффузионные барьеры [Syková, Nicholson 2008], долженствующие, согласно электрической парадигме, обеспечивать надежную адресацию электрического сигнала, то есть абсолютно, якобы, необходимые для функционирования синаптических сетей. В конце 1980-х гг. под натиском данных об экстрасинаптической секреции и рецепции нейротрансмиттеров возникло представление об объемной передаче (volume transmission), при которой вещества, ответственные за межнейронную коммуникацию, диффундируют в

экстраклеточном пространстве. К 2000 г. относится итоговый сборник, в статьях которого, согласно издательской аннотации, *volume transmission* рассматривается как «новая система коммуникации, комплементарная классической синаптической передаче» [Agnati et al. (eds) 2000]. В 2010 г. приверженцы этого взгляда подтвердили, что остаются верными ему. («It is our opinion that the basic dichotomic classification of intercellular communication in the brain proposed more than two decades ago is still valid» [Agnati et al. 2010].)

Идея комплементарности может показаться удовлетворительным компромиссом, но только на первый взгляд. На деле ни логика, ни факты не дают оснований к сохранению независимой автономии за классическим синапсом, ограниченным диффузионными барьерами. В нашем коллективе была разработана методика [Чистопольский, Сахаров 2007], позволяющая осуществлять многочасовую детекцию нейроактивных веществ в «экстрасинаптическом» пространстве. Это мультичувствительный биосенсор, который представляет собой изолированную нервную клетку, сидящую на стеклянном микроэлектроде. В частности, тестировали несколькими биосенсорами среду у поверхности того ганглия, в котором у улитки (прудовик) генерируются моторные ритмы радулы и других органов рта и глотки. В качестве контроля в том же ганглии внутриклеточно регистрировали *in situ* один из известных нейронов, участвующих в пищевой ритмической моторике, что позволяло сопоставлять активность биосенсоров с активностью паттерн-генерирующего ансамбля. Во многих экспериментах активность биосенсоров синфазно или противофазно соответствовала активности нейрона *in situ*. Вывод очевиден: динамически меняющаяся экстраклеточная среда сохраняет паттерн-формирующие свойства даже после выхода (диффузии) химических факторов за пределы ЦГ [Там же].

На основании этих и других исследований стало возможным дополнить и уточнить нашу раннюю гипотезу. Ее современная редакция, которую я озвучиваю примерно с 2004 г. [Сахаров 2003], отходит от жесткой, как *wiring*, ранней схемы и предлагает гетерохимические подходы к пониманию гибкости ансамбля. Вот существо новых дополнений, как они сформулированы в тезисах доклада 2008 года [Сахаров 2008].

Каждый человек, каждое живое существо постоянно оказывается в ситуации выбора между вариантами поведения. То же можно сказать о любом нейронном ансамбле, на выходе которого имеется репертуар возможностей. ... Наши наблюдения на гастроподах позволяют

уже сейчас сформулировать гипотезу о механизме decision-making. Она опирается на представление о гетерохимическом нейронном ансамбле, в котором отдельные нейротрансмиттеры и их смеси по-разному влияют на свойства множественных мишеней и по-разному организуют их в координированное целое. В рамках этого представления генератор поведенческих программ может пониматься как самоорганизующийся ансамбль, способный по-разному собираться в «сеть» при различном балансе сигнальных молекул в межклеточной среде. Аккумулируя передатчики фазических и тонических входных сигналов, межклеточник тем самым определяет динамику самопроизвольной выходной активности ансамбля.

Полнее об этом сказано в статье 2010 года (меняю неточный термин «экстраклеточный матрикс» на более понятный «экстраклеточная среда»):

Ключевым элементом механизма паттернизации является экстраклеточная среда, решение о выборе паттерна закодировано в ее составе. Среда определяет свойства локальных нейронов, характер их самопроизвольной активности, способ самоорганизации в функциональный ансамбль. В среде представлены медиаторы мотиваций (гормоны, метаболиты) и интеграторы быстрых событий, таких как фаза паттерна (нейротрансмиттеры локальных и входных нейронов). Аккумулируя все разнообразие сигнальных молекул, среда адекватно выражает динамику их тонической и фазической активности и тем обеспечивает адаптивный характер выходного паттерна ансамбля [Сахаров 2010: 23].

Не следует принимать эти формулировки за истину в последней инстанции. Опыт последних лет показывает, что у гетерохимической концепции большой потенциал развития. Назову исследования, посвященные контекст-зависимому поведению. По идее В. Е. Дьяконовой, поведенческий контекст транслируется в экстраклеточный химический контекст, а уже последний реализуется выбором и формированием поведенческого акта [Дьяконова 2011].

Рабочие представления, базирующиеся на гетерохимической версии нейронной теории, уже сейчас дают внятную и внутренне не противоречивую картину механизмов поведения. В экспериментах на модельных ЦГ беспозвоночных показано, что трансмиссив-зависимы все проявления поведенческого акта — высвобождение (генерация), подстройка (модуляция), перестройка (реконфигурация). Литература

огромна. Наконец, нейротрансмиттерный состав среды детерминирует прямую, без участия периферии, координацию между разными ЦГ [Цыганов и др. 2004; Dyakonova T., Dyakonova V. 2010]. Весь этот набор поведенческих феноменов несложно получать, используя ассортимент естественных для мозга нейроактивных молекул.

Возникают непростые вопросы. Почему выходной репертуар ЦГ (например, набор локомоторных аллюров) ограничен? Значит ли это, что всякий паттерн-генерирующий ансамбль имеет лишь несколько устойчивых состояний самоорганизации? И, если так, то какова природа этой устойчивости и как в химическом континууме преодолевается избыточность степеней свободы? Далее, как и что меняется в ЦГ при компенсациях, вызванных, к примеру, повреждением эффектора? Каковы вообще клеточные и химические корреляты формирования новых устойчивых паттернов и пластичности уже сформированных?

Вопросы можно продолжать, но важно отметить, что на сегодняшний день гетерохимический подход уже увенчался успешной дешифровкой нескольких модельных ЦГ. Пока что это частичная дешифровка, ни один ЦГ не дешифрован полностью. Из этого следует, что нам есть над чем работать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внимание мировой науки столетиями приковано к биологическому субстрату нервной деятельности. Казалось бы, за столь долгий срок могли возникнуть монбланы фактов и теорий. Монбланы, конечно, нагромодились, но на уровне фундаментальных представлений перемены легко сосчитать на пальцах. Случалось всякое (к примеру, Аристотель приписывал некоторые мозговые функции сердцу), но, исключив подобную экзотику, мы обнаружим: все научные парадигмы едины в признании того, что исполнительные органы подчиняются командам, которые приходят к ним из нервных центров. Различия между парадигмами сводятся к ответам на два вопроса: (1) *где* и (2) *как* формируются команды?

В свете современных данных, струйная парадигма на зрелой стадии своего развития (Декарт) правильно отвечала на вопрос *где* (в мозге) и ошибочно на вопрос *как* (носитель команд это продукт фракционирования крови). Электрическая парадигма дает ошибочные ответы на оба вопроса, утверждая, что сигнал, становящийся командой, это продукт преобразования внешнего стимула, рождающийся на сенсорной периферии. Доказательство существования центральных

генераторов породило бесперспективные, на мой взгляд, попытки примирить фундаментальные представления электрической парадигмы с правотой Декарта. Характерен в этом смысле ответ на вопрос **как** — формирование команды объясняют синаптической организацией нейронной сети, то есть в понятиях электричества. Гетерохимическая версия нейронной теории предлагает альтернативное объяснение, она также признает правоту Декарта (продукт рождается в мозге), но ответ на вопрос **как** связывает с множественностью нейроактивных молекул, то есть с разнообразием нейрональных фенотипов.

Не сразу, но приходит осознание, что ЦГ — это естественная модель широкого нейробиологического значения. Как некогда горошек Менделя поработал на общую генетику, а аксон кальмара позволил развиваться общей биофизике мембран, так в последние десятилетия пониманию мозга помогают исследования, ведущиеся на ЦГ. Избранные модельные ЦГ беспозвоночных сохраняют свои лидирующие позиции, но все более значимую роль играют работы на ЦГ низших и высших позвоночных [Grillner et al. 1987; Dickinson P. 2006; Li et al. 2007; Frigon 2009; Harris-Warrick 2011].

Представляется разумным рассматривать ЦНС человека и животных как совокупность центральных генераторов, действующих и взаимодействующих не только при управлении эффекторами, но и на внутрицентрального уровне. Несложно предсказать, что и психологию неминуемо привлекут результаты нейроэтологов: ведь многие психические феномены также формируются и высвобождаются паттернами, то есть в упорядоченной форме, — будь то слово, или мелодия, или значимая последовательность мелодий и слов.

Центральные генераторы оказались, таким образом, тем объектом, который сегодня позволяет дать предметный ответ на вопрос об устройстве биологического субстрата деятельности мозга, о способе производства этим субстратом выходного продукта и о механизме выбора между альтернативными продуктами.

Благодарю своих сотрудников за совместную работу. Исследования коллектива поддержаны РФФИ (гранты 05-04-49812, 08-04-00120 и 11-04-00674).

БИОФИЗИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАССУДОЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

А. Л. Крушинский

*Беспорядок неотделим от «творчества»,
поскольку это последнее характеризуется
определенным «порядком».*

Поль Валери

Концепция элементарной рассудочной деятельности, разработанная Л. В. Крушинским, является одной из составляющих общей теории поведения. Наиболее полное развитие эта концепция получила в книге «Биологические основы рассудочной деятельности» [Крушинский 1977б, 1986; 2009]. Экспериментально доказав наличие элементарного разума у животных, он показал адаптивное значение этой функции мозга и ее роль в процессе эволюции высших позвоночных животных и человека.

Как ученого, Леонида Викторовича прежде всего характеризовала глубокая культура и широта научных интересов. Значительное влияние на развитие его научных взглядов оказали идеи крупнейших физиков Э. Шредингера и Н. Бора о возможности применения физических законов к биологическим системам, а также работы выдающегося математика А. А. Ляпунова, с которым его связывала многолетняя дружба. Поздний период творчества Л. В. Крушинского характеризуется стремлением к максимально возможной точности и дискретности в описании тех физиологических механизмов, которые лежат в основе поведения животных. Так, конструкция гипотезы о возможных механизмах элементарной рассудочной деятельности в значительной степени определяет возможность описания некоторых ее положений с использованием точных соотношений термодинамики и теории информации. В своей статье я хочу подробнее развить именно эти аспекты работы Л. В. Крушинского.

Рассмотрим основные положения концепции элементарной рассудочной деятельности Л. В. Крушинского [1974; 1986]. Наиболее характерным свойством рассудочной деятельности животных он считал их «способность улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и возможность использовать эти законы при построении программ поведения в новых ситуациях». Эта форма адаптивного поведения, в отличие от других видов поведения, дает возможность принятия адекватного решения без предварительного обучения. Для экспериментального изучения рассудочной деятельности животных Крушинский предположил существование таких способностей, как экстраполяция¹ и оперирование размерностью фигур². С помощью методик, позволяющих оценивать эти способности, изучили элементарную рассудочную деятельность у животных разных таксономических групп. Экспериментальные исследования показали, что способность к элементарному мышлению наиболее развита у обезьян, дельфинов, бурых медведей и птиц из семейства вороновых. Было установлено, что чем больше относительный размер мозга, чем больше количество нейронов и чем многообразнее система соединений между ними, тем выше уровень рассудочной деятельности.

Л. В. Крушинский расширил выдвинутый Д. П. Филатовым принцип, согласно которому пути, ведущие к формообразовательному процессу, менее консервативны, чем конечный результат: сходный уровень разума может быть у животных, имеющих разное морфологическое строение мозга. Так, птицы, не имеющие новой коры, по степени развития элементарной рассудочной деятельности близко стоят к млекопитающим с хорошо развитой корой головного мозга.

Одной из наиболее сложных и актуальных задач, стоящих перед современной наукой, Л. В. Крушинский считал изучение эволюционно-генетических механизмов возникновения мозга человека, позволивших ему не только познавать законы природы, но и управлять ими.

Возникнув в процессе эволюции, способность к элементарной рассудочной деятельности дала возможность быстрой адаптации к ряду сложных ситуаций, возникающих в процессе существования. Наиболее важной по сравнению с другими формами поведения особенностью рассудочной деятельности является возможность ее реализации без предварительного обучения. Давая значительное пре-

¹ Под экстраполяцией понимается способность животных выносить известную функцию на отрезке за его пределы.

² Способность понимать, что объемная фигура может быть помещена только в объемную фигуру, но не в плоскую.

имущество в борьбе за существование, эта форма поведения была подхвачена естественным отбором и усовершенствована в процессе эволюции как один из путей адаптации к многообразным экологическим условиям.

Л. В. Крушинский рассматривал само мышление как один из факторов эволюции. Он предполагал, что прогрессивное развитие разума в процессе филогенеза является важнейшим фактором, способствующим усложнению внутригрупповых отношений в сообществах животных. Отбору подвергались не только отдельные особи, но и отдельные сообщества. Л. В. Крушинский приходит к выводу, что между рассудочной деятельностью и групповыми отношениями должна существовать положительная обратная связь, приводящая к прогрессивному развитию отдельных компонентов во взаимодействующих системах. Он предполагал, что только на основе сложных форм взаимодействия в сообществах у животных, обладающих достаточно развитым мышлением, могла начаться эволюция, приведшая к появлению человека.

На основании экспериментальных исследований, проводившихся в его лаборатории, Л. В. Крушинский сумел определить примерное время возникновения элементарной рассудочной деятельности (способности к экстраполяции) в процессе эволюции позвоночных. Наиболее древней в филогенетическом отношении группой животных, обладающих способностью к экстраполяции, являются рептилии. Таким образом, есть основания полагать, что эта форма разумного поведения возникла в карбонском периоде палеозойской эры приблизительно 300 млн лет назад.

Для понимания возможных физиологических механизмов элементарной рассудочной деятельности очень важен сделанный Л. В. Крушинским вывод о том, что для решения логической задачи необходим исходный оптимальный уровень возбудимости мозга. Действительно, в исследованиях, проводившихся под руководством А. Ф. Семиохиной, показано, что для успешного решения экстраполяционной задачи животное должно обладать оптимальным уровнем возбудимости мозга.

На основе собственных исследований и анализа данных нейрофизиологии, молекулярной генетики и биохимии Л. В. Крушинский в 1974 году предложил гипотезу о возможных физиолого-генетических механизмах элементарной рассудочной деятельности. Согласно этой гипотезе, в основе разумного поведения лежит возможность решения животными новых для них задач, построенных на простейших понятиях о пространстве и движении. В основе улавливания

эмпирических законов, связывающих отношения между предметами и явлениями внешней среды, лежит разнообразие нейронов мозга и способность отдельных нейронов избирательно реагировать на определенные свойства раздражителей. Определенные нейроны мозга могут вычленять простейшие характеристики структурной организации внешней среды. Еще в 1970-е гг. он предполагал, что специфическая функциональная активность нейронов генетически детерминирована и определяется разной активностью их генетического аппарата и реализуется в процессе онтогенеза.

Одним из наиболее существенных звеньев гипотезы является положение о том, что необходимым условием для разумного поведения является избыточное количество нейронов в мозге. Ссылаясь на Э. Шредингера [1947], Л. В. Крушинский предположил, что для восприятия структурной организации среды процессы, происходящие в мозге, должны быть упорядоченными, причем эта упорядоченность тем выше, чем большее число нейронов вовлечено в процесс мышления. Действительно, сопоставление успеха решения логических задач с нейронной организацией конечного мозга показало, что чем больше размер мозга, т. е. количество нейронов, из которого он состоит, и чем сложнее и совершеннее система соединений между ними, тем больше вероятность того, что животное обладает развитой способностью к элементарному мышлению. Положение о роли повышенного числа нейронов в решении когнитивных тестов получило определенное подтверждение при исследовании мышей, селективированных на большой и малый вес мозга³. Важным положением гипотезы является предположение о том, что для восприятия отдельных параметров среды и существующих между ними отношений, необходимых для решения логической задачи, отдельные нейроны мозга должны объединяться в функциональные конstellации. В процессе эволюции отбор закреплял те нейронные конstellации, которые обеспечивали быстрое решение биологически значимых задач и включали близко расположенные элементы. Топографическое объединение нейронов увеличивает быстродействие работы мозга.

По мнению Л. В. Крушинского, принятие решения осуществляется в процессе анализа и синтеза мозгом структурной организации среды. Анализ он рассматривает как сенсорную функцию мозга, связанную со сбором информации об окружающей среде, а синтез как эвристический уровень деятельности мозга, связанный с отбором наиболее существенной информации, необходимой для решения за-

³ См. статью Перепелкиной и др. в настоящей книге.

дачи. Выбор наиболее адекватного решения осуществляется в процессе сравнения законов, улавливаемых в данный момент, с теми законами, которые были познаны в процессе предшествующего опыта. Делается предположение о том, что сходство законов, лежащих в структуре решаемой задачи, с уже известными облегчает ее решение. Соответственно, важнейшее значение для понимания механизмов разума имеет рассмотрение систем мозга, которые реализуют отбор наиболее адекватных решений. Он считал, что главная роль в этом процессе принадлежит структурам, которые связаны с сознанием и эмоциями, т. к. отбор нейронных констелляций, необходимых для решения логической задачи, по его мнению, осуществляется сознанием, а оценка биологической значимости задачи реализуется эмоциями.

Сознание Л. В. Крушинский определял как сенсорную функцию мозга, связанную с восприятием событий окружающей среды. На основе сознания происходит синтез текущей информации с той информацией, которая хранится в памяти, и осуществляется отбор функциональных констелляций нейронов, принимающих участие в восприятии законов, лежащих в основе структурной организации среды. В результате отбора реализуется наиболее адекватное поведение в сложившейся ситуации.

Необходимым условием для адекватного решения задачи является оценка ее биологической значимости. Эта оценка осуществляется на основе информации, идущей от структур лимбической системы мозга. Лимбическая система придает эмоциональную окраску поступающей в мозг сенсорной информации.

Коротко изложив концепцию элементарной рассудочной деятельности Л. В. Крушинского (см. также статью И. И. Полетаевой в этой книге), я рассмотрю некоторые положения его гипотезы на основе законов термодинамики и некоторых понятий теории информации. В тексте я не даю ссылки на хорошо известные положения термодинамики и теории информации, которые можно найти в учебных пособиях по биофизике, статистической физике и оригинальных исследованиях по термодинамике неравновесных систем [Блюменфельд 1974; Васильев 1980; Волькенштейн 1975; 1980; 2008; Рубин 1987; Хакен 1991; Пригожин, Стенгерс 2000].

Центральным положением гипотезы Л. В. Крушинского является положение о том, что большое (избыточное) число нейронов головного мозга является необходимым условием для осуществления разумного поведения. Важным положением, основанным на работе Э. Шредингера, является также предположение о том, что для восприятия струк-

турной организации среды процессы, происходящие в мозге, должны быть упорядоченными, причем эта упорядоченность тем выше, чем большее число нейронов вовлечено в процесс мышления. Это предположение требует более детального рассмотрения.

Согласно современным представлениям, биологические системы можно определить как открытые⁴, далекие от равновесия, устойчивые системы, способные к размножению [Волькенштейн 1975; Зотин, Зотин 1999]. Э. Шредингер [1947] в своей книге «Что такое жизнь с точки зрения физики», впервые вышедшей в 1944 г., достаточно четко показал возможность описания живых систем при помощи таких физических величин как энергия и энтропия.

В физических изолированных системах⁵, согласно второму закону термодинамики, энтропия (S) всегда растет, т. е. $dS \geq 0$ (1), достигая максимума в состоянии равновесия. Энтропия физической системы описывается уравнением Больцмана $S = k \ln W$ (2), где W — термодинамическая вероятность, которая характеризует число микросостояний системы, соответствующих данному макросостоянию; k — постоянная Больцмана, $k = 1,38 \cdot 10^{-16}$ эрг-град⁻¹ или $3,31 \cdot 10^{-24}$ энтропийных единиц (э. е.). Макросостояние физической системы определяется такими параметрами, как объем, давление, температура, химический состав и т. п. Согласно Э. Шредингеру, W является мерой неупорядоченности системы, обратная величина $1/W$ может рассматриваться как мера упорядоченности. Таким образом, уравнение Больцмана можно написать следующим образом: $-S = k \ln 1/W$ (3). Величина $-S$ есть мера упорядоченности системы.

Одной из основных идей Шредингера является положение о высокой упорядоченности живых организмов. В процессе жизнедеятельности организм непрерывно увеличивает свою энтропию, приближаясь к состоянию максимальной энтропии, которое является смертью. Он может поддерживать высокую упорядоченность (низкую энтропию), используя свободную энергию⁶, содержащуюся в пище, и увеличивая энтропию окружающей среды. Для растений источником упорядоченности служит солнечный свет. Согласно Шредингеру физические взаимодействия между живым организмом и внешней средой должны обладать известной степенью упорядочен-

⁴ Открытые системы — системы, которые обмениваются энергией и массой (веществом) с окружающей средой.

⁵ Изолированные системы полностью изолированы, т. е. не обмениваются с окружающей средой энергией и массой.

⁶ Свободная энергия (F) — это та часть энергии системы, которая может быть использована для совершения работы: $F = U - TS$, где U — полная энергия, T — абсолютная температура, S — энтропия.

ности, т. е. подчиняться строгим физическим законам. Такое условие может выполняться только в системах, состоящих из большого количества атомов⁷. Реальные расчеты оценки упорядоченности достаточно сложны и основаны на приблизительных расчетах количества информации, содержащейся в живом организме⁸.

Работа Шредингера оказала значительное влияние на развитие современной биофизики и термодинамики неравновесных систем. Следует отметить, что, несмотря на то что в целом положение Шредингера о высокой упорядоченности живых организмов разделяется многими учеными [Волькенштейн 1975; 2008; Зотин, Зотин 1999; Тринчер 1965; Кастлер 1967; Шмальгаузен 1968; Ленингер 1985; Грин 2009, Шредингер 1947], высказываются мнения о том, что применение энтропии для описания этой упорядоченности имеет значительные ограничения [Волькенштейн 1975; Чернавский 2004]. С другой стороны, понятие энтропии может быть применено к биологическим системам. Так, энтропия входит в уравнение для изменения количества тепла, образующегося при диссипации энергии в метаболических процессах [Тринчер 1965; Зотин, Зотин 1999; Эбелинг и др. 2001]. Дальнейшее развитие идеи Шредингера получили в результате синтеза статистической физики, термодинамики и теории информации.

У истоков этого направления, прежде всего, лежат работы выдающегося физика Л. Бриллюэна [Brillouin 1951; Бриллюэн 1960; 1966]. Ему удалось связать выдвинутое Шредингером понятие упорядоченности (отрицательной энтропии) с информацией. Так, вместо отрицательной энтропии он предложил использовать термин негэнтропия (N) как меру упорядоченности системы: $N = -S$ (4). Бриллюэн по-

⁷ Упорядоченность организма, состоящего из небольшого числа атомов, уничтожалась бы из-за тепловых флуктуаций [Волькенштейн 1975].

⁸ Приблизительная оценка количества информации, содержащейся в организме человека, была определена Блюменфельдом [1974] и, согласно его расчетам, приблизительно равна $1,3 \cdot 10^{26}$ бит или 300 кал/град (300 э. е.). На основе этой оценки Блюменфельд заключает, что возникновение и усложнение биологической организации происходит практически бесплатно и с легкостью компенсируется тривиальными физическими и химическими процессами. По мнению других ученых, такая оценка значительно занижена [Волькенштейн 2008]. Расчеты Блюменфельда дают достаточно логичную оценку структурной информации, необходимой для построения условного организма, состоящего из соизмеримого с человеческим организмом количества клеток. Однако, даже если говорить о структурной информации, эта оценка значительно занижена, поскольку не учитывает информацию, содержащуюся в тонкой организации мозга человека. Кроме того, расчеты Блюменфельда не учитывают той информации, которая необходима для описания сложных процессов метаболизма, которые реализуются в живом организме. Таким образом, точная количественная оценка упорядоченности биологической системы достаточно сложна и неоднозначна. Однако высказанное Шредингером положение о высокой упорядоченности мозга, по-видимому, справедливо.

казал, что негэнтропия может переходить в информацию и обратно. Это положение лежит в основе сформулированного им негэнтропического принципа информации, согласно которому информация вносит отрицательный вклад в энтропию. Этот принцип, необходимый для понимания процессов, лежащих в основе получения и рецепции информации, требует более подробного изложения.

Основные положения этого принципа будут рассмотрены мною на основе работ Л. Бриллюэна [1960], Л. А. Блюменфельда [1974], М. В. Волькенштейна [1975], В. Эбелинга, А. Энгеля, Р. Файстеля [2001]. Информацию можно определить как меру количества неопределенности, которая уничтожается после получения сообщения. Количество информации, содержащейся в любом сообщении, равно

$$I = \log_2 p_1/p_0 \quad (5)$$

где p_0 — априорная вероятность некоторого события до получения сообщения, а p_1 — после получения сообщения. Если сообщение достоверно, т. е. $p_1=1$, то

$$I = -\log_2 p_0 \quad (6)$$

В качестве единицы информации (бит) принимается количество информации, содержащееся в достоверном сообщении о событии, априорная вероятность которого равна $1/2$. Для выражения информации при описании физических систем используется натуральный логарифм $\ln$ (логарифм при основании e). Целесообразность введения логарифма в формулы, описывающие информацию и энтропию, определяется тем, что это придает данным величинам свойство аддитивности.

Энтропия системы, определяемая по уравнению Больцмана (2), связана с информацией следующим образом. Пусть число микросостояний, которые реализуют физическую систему, равно W , а вероятность каждого микросостояния $p_0 = 1/W$. Допустим, что мы экспериментально, путем множества измерений точно установили, в каком микросостоянии находится система, т. е. вероятность ее состояния стала $p_1 = 1$ (реально такой эксперимент невозможен). Полученная информация, согласно (5), равна

$$I = \log_2 p_1/p_0 = \log_2 W \quad (7)$$

Формулы (2) и (7) совпадают с точностью до постоянного множителя.

Из этого следует, что энтропия системы эквивалентна количеству информации, недостающему для ее полного описания⁹.

⁹ Информация связана с энтропией соотношением $I+S=\text{const}$. Чтобы перейти от информации (в битах) к энтропии (в энтропийных единицах), надо перейти от логарифма

Перенос информации между системами (частями системы) всегда связан с переносом энергии и энтропии. Исследования Л. Бриллюэна показали, что количество полученной информации связано с уменьшением неопределенности системы (H) соотношением:

$$\Delta I = -\Delta H \quad (8)$$

При этом неопределенность для системы с n состояниями задается формулой, предложенной А. Шенноном:

$$H = -\sum_{i=1}^n p_i \log p_i^{-1} \quad (9)$$

где p_i — вероятность нахождения системы в одном из возможных состояний.

Изменение неопределенности связано с изменением энтропии формулой

$$\Delta S = k \Delta H \quad (10)$$

Величина H вычисляется с помощью натуральных логарифмов.

Следовательно, информация эквивалентна отрицательной энтропии (негэнтропии).

Согласно негэнтропийному принципу, «всякая информация, извлеченная из эксперимента (наблюдения), должна быть оплачена энтропией... Если эксперимент дает информацию ΔI , то в аппаратуре или в лаборатории, где проводится эксперимент, энтропия должна возрасти» [Бриллюэн 1966: 62], т. е.

$$k^{-1} \Delta S \geq \Delta I \text{ (в энтропийных единицах)} \quad (11)$$

Поскольку согласно (4) прирост энтропии ΔS означает убыль общей негэнтропии, информация оплачивается тем, что количество негэнтропии становится меньше. Соотношение (11) также показывает стоимость информации в термодинамических единицах. Один бит информации равен $\ln 2 = 2,3 \cdot 10^{-24}$ э. е., т. е. очень малой термодинамической величине. Эта величина соответствует минимальной стоимости одного бита информации. Минимальное количество энергии, требуемое на получение одного бита, определяется по формуле¹⁰:

$$E = T \Delta S = k T \ln 2 \quad (12)$$

где T — абсолютная температура.

рифта при основании 2 к натуральному логарифму и умножить его на k : $S = 1/\log_2 e \cdot kI$ [Блюменфельд 1974; Волькенштейн 1980].

¹⁰ По мнению М. В. Волькенштейна [Волькенштейн 2008], биологические системы в процессе эволюции приближаются к состоянию, в котором они «платят» по $kT \ln 2$ за один бит ценной информации и не «платят» ничего за невоспринимаемую информацию, не обладающую ценностью. В принципе разделяя эту точку зрения, добавлю, что вопрос о ценности информации достаточно сложен и неоднозначен.

Неравенство (10) $k^{-1}\Delta S \geq \Delta I$, очевидно, позволяет оценить ту минимальную цену (возрастание энтропии), которой мозг расплачивается за приобретение, переработку и создание новой информации — процессы, которые сопровождают различные формы поведения. Однако вопрос оценки реального возрастания энтропии и затраты энергии при получении информации достаточно сложен. Так, по мнению ряда авторов [Романовский и др. 1984], эта величина может в десятки раз превышать минимальное значение, т. е. в реальных системах количество энтропии, возрастающей при получении (запоминании) информации, значительно больше минимального, таким образом

$$k^{-1}\Delta S \gg \Delta I \quad (13)$$

Вернемся к негэнтропийному принципу Бриллюэна, согласно которому любое получение информации оплачивается повышением энтропии в другой части системы. Невозможно получить информацию об изолированной системе. Поток информации всегда сопровождается пропорциональным ему потоком энтропии. Согласно второму закону термодинамики, энтропия в реальных изолированных системах может только возрастать, а информация только утрачиваться. Информация может приобретаться только в системах, отдающих энтропию во внешнюю среду, т. е. для этих систем необходимы неравновесные условия [Эбелинг и др. 2001]. Биологические системы являются открытыми, они способны получать, хранить, перерабатывать и производить новую информацию¹¹.

Рассмотрим те соотношения между информацией и энтропией, которые, вероятно, имеют место при разумном поведении животных. Так, согласно приведенному выше определению Л. В. Крушинского, в основе рассудочной деятельности животных лежит их способность улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие пред-

¹¹ Основываясь на работах В. Эбелинга, М. В. Волькенштейна и Д. С. Чернавского, опишем основные свойства, которым должны удовлетворять информационные системы (в том числе и биологические) [Эбелинг и др. 2001; Чернавский 2004; Волькенштейн 2008]. В таких системах существует много дискретных стационарных состояний (аттракторов). Информационная емкость системы, измеренная в битах, определяется по формуле $I = \log_2 n$, где n — число состояний. Устойчивость состояний реализуется диссипативными механизмами и практически исключает обусловленный флуктуациями переход. Переход системы из одного стационарного состояния в другое осуществляется в результате внешнего воздействия и лежит в основе механизмов памяти. Одним из необходимых условий осуществления этих механизмов является область, из которой достижимы все состояния (аттракторы) системы. Достижимость определенного аттрактора (группы аттракторов) определяется внешними воздействиями и флуктуациями внутри системы.

меты и явления внешней среды. Реализация разумного поведения, по-видимому, состоит из следующих основных составляющих:

1 — получение и запоминание необходимой и достаточной для решения логической задачи информации ΔI_1 . Этот процесс оплачивается возрастанием энтропии в мозге $k^{-1}\Delta S_1 \gg \Delta I_1$.

2 — на основе полученной информации (ΔI_1) происходит создание новой информации (ΔI_2), лежащей в основе алгоритма, реализующего решение данной задачи. Другими словами, ΔI_2 — это информация, лежащая в основе «законов, связывающих предметы и явления внешней среды». В результате энтропия мозга возрастает на величину ΔS_2 . Реально, согласно формуле (13) $k^{-1}\Delta S_2 \gg \Delta I_2$. Таким образом, общее увеличение энтропии будет описываться неравенством:

$$k^{-1}(\Delta S_1 + \Delta S_2) \gg \Delta I_1 + \Delta I_2$$

Очевидно, количественные изменения энтропии и информации, происходящие в результате первой стадии, очень малы. Вторая стадия, по-видимому, описывает собственно процесс мышления. Думаю, что количество информации, создающееся в результате решения логической задачи (ΔI_2), и соответствующий прирост энтропии зависит от сложности задачи и может измеряться значительной величиной. В результате предшествующего опыта животное (или человек) может располагать некоторой информацией (I_0), которая составляет часть информации, содержащейся в решаемой задаче. Очевидно, такая информация может облегчить решение задачи. Соответственно, энтропийная плата за решение задачи уменьшится на величину $\Delta S_0 \approx kI_0$.

Основной вывод из описанных выше рассуждений, по-видимому, можно сформулировать следующим образом: за решение логической задачи надо заплатить увеличением энтропии мозга, которое выражается неравенством (13) т. е. $k^{-1}\Delta S \gg \Delta I$ ($\Delta S \gg k\Delta I$).

Высокая упорядоченность мозга и его функций, возникшая на основе избыточного количества нейронов, по мнению Л. В. Крушинского, является необходимым условием для осуществления мышления. Возрастание энтропии мозга при решении логической задачи согласно неравенству (13), по существу, означает понижение его упорядоченности (негэнтропии). Поэтому если мозг не обладает некоторым запасом упорядоченности, он просто не сможет заплатить по цене $\Delta S \gg k\Delta I$ за создание той информации, которая лежит в основе логической задачи (физического закона), и задача, в принципе, не может быть решена. Так, рыбы в принципе не способны к решению

экстраполяционной задачи без предварительного обучения. С этой задачей успешно справляются животные с более совершенным строением мозга (некоторые рептилии, хищные млекопитающие, птицы из семейства вороновых). Более сложную задачу, связанную с оперированием эмпирической размерностью фигур, могут решать только животные, обладающие более развитым мозгом. В целом, пределы проявления мышления значительно шире у животных, имеющих более сложный мозг ([Крушинский 1986]; Зорина, Обозова в этой книге).

Часть свободной энергии, затраченной на решение логической задачи, необратимо переходит тепловую энергию. Это количество тепла определяется по формуле $\Delta Q = T\Delta S$. Реально, учитывая (13), получим $\Delta Q \gg kT\Delta I$. Поскольку живой организм представляет собой открытую систему, повышение энтропии мозга в результате решения задачи в дальнейшем компенсируется за счет свободной энергии, содержащейся в пище и отводе образовавшегося тепла в окружающую среду. При этом нервная система, по-видимому, не возвращается на прежний, но переходит на более высокий уровень упорядоченности.

Однако, несмотря на низкую стоимость информационных процессов в единицах энтропии и энергии, не исключено, что возрастание энтропии и диссипация энергии, сопровождающие мышление, могут нарушать нормальную работу мозга и приводить к невротическим срывам. Действительно, решение логических задач представляет значительные трудности, которые проявляются в снижении адекватности поведения животных в условиях эксперимента. По мнению Крушинского, в основе этого явления лежат патологические процессы, развивающиеся из-за перенапряжения мозга, возникающего в результате решения логической задачи. Так, у крыс и черепах в коре и подкорковых структурах мозга после нескольких правильных решений экстраполяционной задачи при использовании метода ЭЭГ была зарегистрирована резко выраженная патологическая активность в виде высоковольтных разрядов и комплексов пик-волна, характерных для эпилептического припадка. Такие изменения электрической активности предположительно могут быть связаны с нарушением упорядоченности процессов в мозге в результате повышения энтропии.

Вероятно, запас упорядоченности (негэнтропии) должен значительно превышать повышение энтропии, происходящее при решении определенного класса логических задач, с которыми сталкивается животное данного вида. Высокая упорядоченность может быть тем «запасом прочности», который сводит к минимуму негативные последствия (невротические срывы, неадекватное поведение), которые сопровождают процесс мышления.

С другой стороны, существование этого «запаса прочности» (упорядоченности), необходимого мозгу для восстановления после решения задачи, содержит потенциальную возможность частично этот запас потратить на решение новой, более сложной задачи, очевидно, с утратой стабильности. Можно предположить, что те особи в популяции, которые «встают на этот путь», оказываются в некотором двояком положении, с одной стороны, они решают задачи, недоступные для остальных, и в этом получают несомненное преимущество, а с другой, они теряют устойчивость мозга, становясь невротиками и лишаясь ряда преимуществ здоровых особей. Эта двоякость может обеспечить довольно длительное существование в поколениях неустойчивых, но решающих животных. Однако если у кого-то из них на каком-то этапе сформируются дополнительные ресурсы упорядоченности, необходимые для восстановления нервной системы после решения «задач повышенной сложности», они приобретают несомненное превосходство над другими в борьбе за существование. Таким образом, можно предположить, что само существование определенного запаса упорядоченности, необходимого для компенсации энтропии, возникающей при решении задач, создает условия для вектора эволюции, направленного на усложнение мозга и решение более и более сложных задач. О том, что имеющийся запас прочности мозга в ряде случаев может быть потрачен на решение «более сложных» задач, косвенно свидетельствуют такие явления, как развитие нервно-психических заболеваний у одаренных людей [Ломброзо 1892].

Одним из первых биологов, указавших на увеличение упорядоченности нервной системы в процессе эволюции, был выдающийся ученый И. И. Шмальгаузен [1968]. По-видимому, эволюционное усовершенствование мозга, позволяющее решать более сложные логические задачи, реализовалось следующим образом. Происходило увеличение общей упорядоченности мозга в результате увеличения количества и разнообразия нейронов и образуемых ими связей, сложности строения самих нейронов, дифференцировки мозга и т. п. Вероятно, также снижалась реальная плата за решение задачи, определяемая неравенством (13), т. е. отношение $\Delta S/k\Delta I$ уменьшалось в процессе эволюции.

Выражаю благодарность моей жене В. Е. Дьяконовой за ценные советы и помощь при подготовке рукописи.

О ВОЗМОЖНОМ МЕХАНИЗМЕ РАССУДКА

Л. В. Крушинский

Гипотеза Л. В. Крушинского о «возможном механизме рассудка» была изложена автором следующим образом.

Многочисленные эксперименты на животных разного филогенетического уровня развития привели к необходимости рассмотрения вопроса о принципиальной возможности решения животными новых для них задач, построенных на простейших понятиях о пространстве, времени и движении. Нами высказана гипотеза о некоторых механизмах мозга, которые могут обеспечивать эту возможность [Крушинский 1974]. Гипотеза может быть сформулирована в виде пяти основных положений.

Положение первое. *В основе улавливания эмпирических законов, связывающих предметы и явления окружающего мира, лежит способность отдельных нейронов мозга избирательно реагировать на специфические свойства раздражителей.* Д. Хьюбел и Т. Визел ([Hubel, Wiesel 1959], см. также [Robertson 2009])¹ одни из первых обнаружили в зрительной коре кошек нейроны, реагирующие на специфическое положение раздражителя в пространстве. В настоящее время специфически реагирующие нейроны (детекторы) найдены в различных отделах мозга. Эти нейроны могут реагировать на такие специфические свойства раздражителя, как положение его в пространстве, направление перемещения, степень новизны раздражителя, периодичность его действия (появление и исчезновение). Можно сказать, что мозг построен из элементарных единиц, которые вычленяют простейшие характеристики пространства, времени и движения.

Положение второе. *Специфичность реакции нейронов определяется разной активностью их генетического аппарата и реализуется в процессе онтогенетической дифференциации клеток.* К настоящему вре-

¹ Статья посвящена юбилею публикации работы Д. Хьюбела и Т. Визела с перепечаткой текста этой статьи.

мени накоплен значительный материал, который иллюстрирует роль генов, локализованных в определенных нейронах и оказывающих влияние на их функциональную активность.

С 1969—1970 гг. начали появляться работы, выполненные на дрозофиле, убедительно показавшие, что простейшие реакции поведения могут контролироваться единичными генами. Так, К. Икеда и У. Каплан [Ikeda, Kaplan 1970] исследовали неврологическую мутацию *Drosophila melanogaster*, при которой у мух при выходе из эфирного наркоза наблюдались судорожные подергивания лапок. Ген, контролирующий эту реакцию, локализован в X-хромосоме. Изучение этого признака у гинандроморфных особей (т. е. мух, мозаичных по наличию одной или двух X-хромосом в кариотипе), несущих данную мутацию, показало, что данный гиперкинез развивается в тех случаях, когда мутантный ген проявляет свое действие в мотонейронах грудного ганглия, иннервирующего передние конечности. Регистрация биопотенциалов одиночных нейронов показала, что характер их разрядов не изменяется при перерезке периферических нервов, т. е. изменение биопотенциалов при гиперкинезе определяется активностью самого нейрона. Можно считать доказанным, что генетический аппарат нейрона обуславливает особенности его биоэлектрической активности и простейшей поведенческой реакции.

Однако генетический аппарат нейрона определяет и более сложное поведение. Исследования Р. Конопки и С. Бензера [Konopka, Benzer 1971] показали, что циркадный ритм, т. е. механизм биологических часов, связан с генетическим аппаратом церебрального ганглия дрозофилы. У гинандроморфных мух суточный ритм подчиняется циркадному ритму мух того генотипа, к которому относится их голова, а не другие части тела. Эти данные также показывают, что отсчет времени контролируется генотипом нейронов.

Таким образом, имеются основания считать, что специфическая функциональная активность нейронов, связанная с выделением простейших характеристик пространства, времени и движения, определяется генетическим аппаратом клеток².

Вопрос о генетической детерминированности нейронной активности мозга находится в настоящее время в центре внимания физиологов. Д. Хьюбел и Т. Визел (см. [Robertson 2009]) предполагали, что система нейронных соединений в коре полушарий большого мозга генетически детерминирована к моменту рождения животного. Однако в индивидуальном развитии организма имеется чувствительный

² Или, как сегодня принято говорить, определяется экспрессией определенных генов в клетках данного типа.

период, во время которого эта генетическая информация может быть потеряна, если обуславливаемая ею функция не реализуется. Была выдвинута и альтернативная гипотеза (см. [Kolata 1975]), согласно которой генетическая информация обуславливает лишь грубую схему возможных объединений нейронов в зрительной коре. Окончательное функциональное объединение нейронов происходит в результате действия афферентных раздражителей в течение чувствительного периода в онтогенезе.

Мы выдвигаем принципиально иное представление о генетической детерминированности нейронной активности. Основным положением этого представления является утверждение, что генетически детерминированная активность нейронов обуславливается не их положением в нервной сети, а процессом *активации различных участков генетического аппарата самого нейрона*³ в процессе индивидуального развития.

В процессе онтогенеза, особенно в чувствительные его периоды, под влиянием сенсорной информации формируются нейронные объединения, которые необходимы для выполнения адаптивных поведенческих актов.

Принятие положения о том, что функциональная активность нейрона контролируется генотипом, ни в какой мере не противоречит хорошо известному факту, что специфическая импульсная активность, характерная для данного нейрона, может быть в пределах нормы его реакции изменена в результате поступления в мозг сенсорной информации.

Иллюстрацией этому служат обнаруженные «полисенсорные» нейроны, реагирующие изменением своей биоэлектрической активности на раздражители разной модальности.

Положение третье. *Избыточное количество нейронов в мозге — необходимое условие для восприятия всех многообразных деталей окружающей среды и улавливания законов, лежащих в основе их взаимодействия.* Большие размеры мозга создают условия для упорядоченности его функций, что весьма существенно для рассудочной деятельности. На необходимость наличия большого числа нервных элементов в мозге для осуществления процесса мышления уже давно указывали многие исследователи ([Вагнер 1896; Северцов 1922; Rensch 1960] и др.).

Успехи нейрофизиологии и генетики последних лет, а также некоторые положения современной физики дают возможность по-новому поставить вопрос о роли избыточного резерва нейронов в

³ Так у автора, курсив — наш (прим. сост.).

процессе мышления. Если для выполнения «инстинктивного» акта достаточно ограниченного количества нейронов с избирательной способностью к реакции на специфические раздражители, то для осуществления даже элементарного рассудочного акта такой механизм недостаточен. Ведь инстинктивные действия выполняются, как правило, в ответ на небольшое число специфических (ключевых) раздражителей; «рассудочный» же акт представляет собой адаптивную форму высшей нервной деятельности по отношению к самым разнообразным, внезапно возникающим изменениям внешней среды.

Путь эволюции нервной системы, обеспечивающей возможность образования любых форм обучения, в основе которого лежит перестройка реактивности нейронов под влиянием индивидуально приобретенного опыта, едва ли мог привести к формированию рассудочной деятельности. Ведь основное условие любой формы обучения — неоднократное повторение действия раздражителей. При этом наблюдаются изменения функциональной активности как единичных нейронов, так и их ансамблей ([Ricci et al. 1959; Jasper et al. 1960; Рабинович 1970] и мн. др.).

Мозг, который обладает большим числом нейронов различного происхождения ([Сахаров 1974], см. также настоящую монографию), имеющих разную генетически обусловленную функциональную активность, является тем аппаратом, который может улавливать и перерабатывать все многообразие сенсорной информации в постоянно меняющейся среде обитания, даже без предшествующего опыта. В мозге человека насчитываются миллиарды нейронов. Неповторимость и индивидуальное своеобразие структуры каждого нейрона, обладающего сложным аппаратом переключений и способами соединения с другими клетками, служат морфологической основой чрезвычайной пластичности мозга; особенно велик полиморфизм нейронов в коре мозга человека [Поляков 1973].

Функциональная пластичность в ясной форме проявляется у животных в процессе выработки условного рефлекса, когда удается наблюдать изменение функциональных свойств нейрона при действии сочетаемых раздражителей [Рабинович 1975].

В филогенетическом ряду наблюдается связь между размером мозга с его многообразной системой соединений между нейронами и уровнем развития рассудочной деятельности. Вероятно, не случайно, что дельфины и обезьяны, которые оказались в наших исследованиях способными без предварительного обучения решать наиболее сложные варианты логических задач, обладают также весьма большим конечным мозгом.

Какой механизм мог лежать в основе того, что в процессе эволюции создался орган, позволяющий решать сложнейшие задачи, выходящие далеко за пределы той необходимости, которая была у предков современного человека? Ведь наши далекие и близкие предки вынуждены были решать намного более простые задачи, чем это выпало на долю современного человека.

Очевидно, одним из компонентов такого механизма является избыточный резерв нейронов, который обеспечивает адекватное поведение в разнообразных условиях. Эволюция в направлении создания резерва избыточности — один из путей приспособления живых организмов к многообразным условиям среды обитания. Эта форма адаптации широко распространена в живой природе. Она описана для эволюции молекул антител [Ohno 1970].

Одно из обобщений эволюционной биохимии — представление о том, что самые разнообразные белки и полипептиды могут существовать в организме в виде различных по своей структуре форм. Было высказано предположение, что в каждом организме существуют минорные компоненты различных типов белка. Роль этих компонентов, находящихся в каждой ткани, видимо, невелика: они в незначительной степени изменяют функциональные свойства организма, однако играют, согласно мнению Э. Цукеркандля и Л. Полинга [1964], весьма существенную роль в эволюции. Появление этих минорных компонентов обуславливается дубликацией генов, которые не проявляются в фенотипе. Не проявляясь в фенотипе, гены минорных компонентов и «дремлющие» гены служат значительным резервом, поставляющим природе большой материал для действия естественного отбора⁴.

Основная идея о существенной роли увеличения количества генетического материала в процессе эволюции получила дальнейшее подтверждение. Вместе с тем она открыла пути к объяснению и механизмов потенциальной избыточности функциональных возможностей мозга. С. Оно, рассматривая генетические механизмы прогрессивной эволюции, и в том числе эволюцию интеллекта, проводит аналогию с той избыточностью молекул антител, которая обеспечивает защиту организма от антигенов, даже не существующих в природе.

⁴ Молекулярно-генетические исследования [Fortna et al. 2004; Dumas, Sikela 2009] показали, что участок хромосомы 1 человека (домен DUF1220), содержащий дубликации, участвует в определении размера мозга современного человека и высших приматов (и связан с патологией размеров мозга). Предполагается, что этому дублированному участку генома принадлежала определенная роль в эволюции мозга человека.

Сходный механизм можно представить и в отношении эволюции количественного и качественного разнообразия нейронов конечного мозга. «Дремлющие» генетически обусловленные возможности отдельных нейронов могли быть реальной основой для осуществления многообразных адаптивных поведенческих актов.

По существующим представлениям, физические процессы, в основе которых лежат дискретные единицы, протекают с тем большей упорядоченностью, чем большее число единиц принимает в них участие⁵. Приложимость этого принципа к биологическим процессам и, в частности, к мышлению была показана Э. Шредингером [1947]. Он исходил из положения, что при восприятии структурной организации среды процессы, происходящие в мозге, должны быть упорядоченными. В связи с этим, чем большее число нейронов принимает участие в процессе мышления, тем большая вероятность в его упорядоченности.

Положение четвертое. *Для восприятия отдельных структурных элементов среды и существующих между ними отношений, что необходимо для решения каждой логической задачи, отдельные нейроны конечного мозга должны объединяться в функциональные конstellации.* Морфологической основой аппаратом, при помощи которой происходит функциональное объединение нейронов, служит сложная система синаптических контактов между ними. Один нейрон соединяется с другими нейронами при помощи тысяч синапсов.

Д. Хебб [Hebb 1949] был одним из первых, кто указал на значение нейронных конstellаций для поведения. Известные опыты К. Лешли с удалением различных отделов коры мозга крыс и влиянием этой операции на сохранение инструментальных навыков, привели его к выводу, что определенные следы памяти имеют множественное представительство в коре, и что не только отдельные нейроны, но даже отдельные синаптические соединения принимают участие в формировании следов памяти.

Система контактов между нейронами усложняется в процессе эволюции видов [Поляков 1965]. Усложнение этой системы происходит параллельно с увеличением способности животных к экстраполяции (см. гл. 7 монографии Л. В. Крушинского «Биологические основы...», 1977, 1986, 2009). В самой общей форме, можно, очевидно, сказать — чем больше объем мозга (т. е. чем большее число нейронов в нем насчитывается и чем многообразнее система контактов между нейронами), тем большая вероятность того, что животное обладает более развитой рассудочной деятельностью.

⁵ См. статью А. Л. Крушинского в настоящей монографии.

Однако по каждому из этих параметров структурной организации мозга могут обнаруживаться различия при сравнении отдельных классов позвоночных животных. Так, например, мозг ящериц и черепах имеет небольшой объем по сравнению с мозгом птиц и млекопитающих. Тем не менее рептилии обладают довольно хорошо выраженной способностью к экстраполяции двигающегося пищевого раздражителя. Исследования Г. И. Полякова [1964] показали, что по своей организации нейроны ящериц хотя и менее дифференцированы, чем нейроны мозга млекопитающих и птиц, но имеют довольно сложную систему контактов, обеспечивающих возможность образования многообразных функциональных нейронных констелляций.

Образование функциональных констелляций между отдельными пунктами коры при решении человеком задач, требующих умственного напряжения, впервые было показано М. Н. Ливановым [1962]⁶. Наличие таких констелляций выражается в увеличении пространственной синхронизации биоэлектрической активности в коре головного мозга, отражающей возбуждение значительного количества нейронов в момент решения задачи. Последующие исследования показали, что чем труднее решаемая задача, тем большее число нейронов вовлекается в процесс синхронизации, т. е. тем большее число нейронов образует функциональную констелляцию. По мнению М. Н. Ливанова, такие системы возбужденных участков лежат в основе опознания раздражителя.

Однако как ни велико биологическое значение функциональных констелляций нейронов, для их образования требуется определенное время. Пусть это время исчисляется долями секунды, но при некоторых жизненных ситуациях, когда быстрота наиболее адекватной реакции может определить исход борьбы за существование организма, быстрота реакции приобретает селективное значение. Кроме того, возникшая функциональная констелляция нейронов не всегда бывает совершенной: животное может не уловить ряда деталей окружающей среды, которые имеют значение при решении какой-либо жизненно важной задачи. Поэтому решение задач, с которыми животные постоянно встречались в повседневной жизни и успех решения которых имел значение в борьбе за существование, в процессе эволюции могло оказать влияние на морфологическую структуру мозга. Можно предположить, что отбор закреплял те нейронные констелляции

⁶ Использование МРТ и других методов визуализации работы мозга человека и приматов позволяет описывать особенности активации разных отделов коры больших полушарий при решении задач, связанных с категоризацией событий и объектов [Pan, Sacagami 2012; Soto et al. 2013].

конечного мозга, которые обеспечивали наиболее быстрое решение биологически значимых задач и включали элементы, расположенные в непосредственной близости. Топографическое объединение отдельных элементов создает преимущества, так как при этом укорачивается путь передачи возбуждения между отдельными нейронами, входящими во вновь возникший функциональный ансамбль.

Топографическое объединение нейронов в коре описано еще в 1907 г. В. Е. Ларионовым. Позднее наличие ядерных группировок было обнаружено Г. И. Поляковым [1958] в центральных полях коры млекопитающих. В IV и V слоях коры существуют участки, в которых нейроны объединены в более плотные образования в виде ядер. Ядерные скопления нейронов разделены зонами с менее плотным расположением нейронов. Сами ядерные скопления, согласно данным Полякова, состоят из пирамидных клеток одинаковой величины и формы, которые окружены звездчатыми клетками. Поляков высказывает предположение, что дробно расположенные ядрообразные группы нейронов выполняют какие-то пока еще не известные высшие функции мозга. В сущности центр речи человека, расположенный в доминантном (обычно в левом) полушарии, представляет собой врожденно детерминированные скопления нейронов, образующие специфический ансамбль, без которого невозможно обучение и оперирование речевыми сигналами⁷.

Все вышеуказанные положения могут иметь отношение к пониманию процесса анализа и синтеза мозгом структурной организации окружающей среды. Мы рассматриваем анализ в основном как сенсорную и перцептивную функции мозга, связанные со сбором информации об окружающей среде. Под синтезом мы понимаем эвристический уровень деятельности мозга. Он связан с отбором наиболее существенной информации, необходимой для решения определенной задачи.

В процессе синтеза можно, видимо, выделить по крайней мере два этапа. Во-первых, сравнение уловленных животным (и/или человеком) в данный момент законов, связывающих предметы и явления окружающей среды с теми законами, которые были познаны в предшествующей жизни. Во-вторых, в результате такого сравнения, выбор наиболее адекватного способа решения задачи.

Вполне вероятно, что сходство законов, уловленных животными в их предшествующей жизни, с теми законами, которые необходимо

⁷ «Модульная» организация коры мозга — предмет огромного числа исследований, начало которым было положено еще в середине XX века В. Маунткаслом (см. ниже, а также [Mountcastle 1997]).

уловить для решения задачи в данный момент, является условием, облегчающим ее решение. Если задача новая, ее решение осуществляется на основе: а) улавливания законов, связывающих элементы решаемой задачи; б) определения закономерности изменения уловленной связи в будущем (экстраполяция). В процессе синтеза принимается решение к выполнению биологически наиболее адекватного поведенческого акта в данной обстановке⁸.

Важнейший вопрос понимания механизма рассудка — рассмотрение тех систем мозга, которые осуществляют отбор биологически наиболее адекватных решений. Можно предположить, что главная роль в этом процессе принадлежит тем отделам мозга, которые связаны с сознанием и эмоциями.

Положение пятое. *Отбор констелляций нейронов, необходимых для решения логической задачи, осуществляется при участии сознания. Оценка биологической значимости решаемой задачи производится с помощью эмоций.* Под сознанием мы понимаем функцию мозга, которая связана с восприятием текущих событий окружающей действительности. Это, прежде всего, сенсорная функция мозга. Сознание, в физиологическом понимании, четко выражается на английском языке словом *conscious*.

На основе сознания происходит синтез восприятия текущих событий в окружающей среде со следами пережитого. Интеграция ощущений, воспринимаемых в данный момент, с теми ощущениями, которые были восприняты в прошлом, может быть обозначена понятием «Я».

Исследования физиологов (в основном Монреальской школы) открыли новые пути изучения тех структур мозга, которые связаны с сознанием (*conscious*). Удаление различных областей коры больших полушарий мозга никогда не приводит к потере сознания. Однако если происходит блокирование путей, соединяющих кору мозга с промежуточным мозгом (в основном с таламусом), или участков самого промежуточного мозга, то пациент сразу теряет сознание. Эти факты дали основание У. Пенфилду и Г. Джасперу считать, что сознание связано со структурами промежуточного мозга.

У. Пенфилд [Penfield 1972] ввел понятие о «центрэнцефалической системе». Этим термином обозначают систему структур, связанную с сознанием и объединяющую в единое целое функции промежуточного мозга с передним и средним мозгом. Особенно большое значение

⁸ Это почти дословно совпадает с рассуждениями современными авторов см.: *Pickens C. L., Holland P. C. Conditioning and cognition // Neurosci. Biobeh. Rev. 2004. 28. P. 651—661.*

в представлении о центрэнцефалической системе придается взаимосвязи промежуточного мозга, главным образом таламуса, с корой больших полушарий. Согласно мнению Пенфилда, многие интегративные процессы, лежащие в основе произвольных движений, осуществляются при участии центрэнцефалической системы. Введение понятия центрэнцефалической системы, в которой происходит интеграция функциональной активности передних отделов ствола мозга с деятельностью коры, внесло новые возможности в изучение участия сознания в высшей нервной деятельности.

Мы полагаем, что при помощи того уровня сознания, которое обозначается понятием «Я», в конечном итоге осуществляется отбор функциональных констелляций нейронов коры мозга, принимающих участие в восприятии законов, лежащих в основе структурной организации среды. В результате отбора происходит принятие решения для выполнения наиболее адекватного поведенческого акта в сложившейся ситуации.

Для выбора наиболее адекватных способов решения задачи необходима оценка ее биологической значимости. Есть все основания считать, что такая информация идет от структур мозга, которые объединяются под названием лимбическая система. Эта система придает эмоциональную окраску поступающей в мозг сенсорной информации.

Роль эмоций в успехе решения экстраполяционной задачи удастся выявить в эксперименте, проводимом в нашей лаборатории А. Ф. Семиохиной и С. И. Забелиным [1974].

Крысы лабораторных линий не в состоянии решать экстраполяционную задачу в достоверном большинстве случаев при использовании пищевого раздражителя в качестве стимула. Однако если вместо пищи предложить крысе педаль, нажимая на которую животное может самостоятельно вызывать электрическое раздражение лимбических структур мозга через хронически вживленные электроды («центры удовольствия» по Д. Олдсу), доля правильных решений оказывается достоверно выше случайного уровня ($p < 0,001$). Принципиальное значение этих опытов заключается в том, что они являются попыткой подойти к экспериментальному изучению роли непосредственного раздражения структур мозга, связанных с эмоциями, в выполнении животным элементарного рассудочного акта.

Видимо, биологическая роль эмоций сводится не только к интенсификации поведения, как это полагал Ч. Шеррингтон. Эмоции оказывают влияние на выбор наиболее адекватной формы поведения в сложившейся ситуации. Не случайно крупнейший физиолог У. Кеннон одну из своих книг, в которой разбирается значение эмоций для

биологической целесообразности функции организма, назвал «Мудрость тела» («Wisdom of the Body»).

Рассматривая морфофизиологическую основу эмоций, необходимо подчеркнуть замечательный факт: система мозга, связанная с эмотивными ощущениями и их физиологическим выражением, занимает особое положение в анатомической структуре мозга. Лимбические структуры окружают таламус своеобразным «кольцом» и соединены с ним системой проводящих путей.

Представление о том, что эмоции связаны с лимбической системой, было высказано Д. Папезом в 1937 г. Согласно его мнению, гипоталамус, переднее ядро таламуса, поясная извилина и гиппокамп образуют единый механизм, работа которого является основой эмоциональных ощущений. Дальнейшие исследования показали, что круг структур, придающих поведению эмоциональную окраску, значительно больше [Мэгун 1965; Дельгадо 1971].

Объединение структур мозга, лежащих в основе эмоций, тесно связано многообразной системой проводящих путей со створом мозга и новой корой, особенно с ее лобной областью. В сущности, citoархитектоническая организация переднего отдела мозга сформировалась таким образом, что анатомические связи между префронтальной корой мозга (отделом лобной области, имеющим отношение к выбору решения), таламусом (структурой, с которой особенно связывается интеграция сознания) и лимбической системой обеспечивают тесное функциональное взаимодействие этих отделов мозга как единого целого.

У. Наута [Nauta 1972] указывает на уникальное положение, которое занимает префронтальный отдел мозга. Эта структура лобной области имеет сложную систему связей с височными и теменными областями коры полушарий большого мозга, а также с лимбической системой и рядом других структур мозга, включая гипоталамус, что обеспечивает их многогранное взаимодействие. Такие связи префронтальной области дают основание рассматривать ее в качестве структуры, выполняющей одновременно как сенсорные, так и эфektorные функции.

Согласно взгляду Науты, лобный отдел коры следует рассматривать не только как высокоорганизованный мозговой механизм, связанный с восприятием зрительной, слуховой и сенсомоторной информации. Благодаря своим взаимным связям с лимбико-гипоталамическим отделом лобная область получает также постоянную информацию о нейрогуморальном состоянии внутренней среды организма.

Таким образом, таламус — тот отдел мозга, который имеет, видимо, самое непосредственное отношение к сознанию (в смысле *conscious*); лимбическая система, связанная с эмоциями, и префронтальная кора, в которой осуществляется конвергенция информации о внешней среде и состоянии нейрогуморальной среды организма, топографически близки. Всякая топографическая близость, при которой укорачиваются коммуникации и уменьшается необходимость в переключательных инстанциях — посредниках, приводит к усовершенствованию функциональной организации структуры.

Согласно высказанной нами гипотезе, при выполнении рассудочного акта можно выделить две основные взаимодействующие системы.

Во-первых, центральный аппарат восприятия сенсорной информации (корковые концы анализаторов) и аппарат улавливания элементарных законов окружающего мира (ассоциативные поля, или зоны перекрытия). Этот отдел мозга состоит из огромного числа нейронов, обладающих разной физиологической активностью, которая формируется в процессе онтогенетической дифференциации генетического аппарата клеток.

Во-вторых, системы отбора и формирования наиболее адекватных программ поведения в сложившейся ситуации. Отбор осуществляется при участии сознания (связанного с сенсорной функцией мозга), памяти о пережитом (интеграция сознания и памяти — основное ядро того, что можно обозначить понятием «Я») и эмоций, при помощи которых производится оценка биологической значимости для организма поступающей информации.

Схематически процесс осуществления рассудочного акта можно себе представить следующим образом. В новой ситуации биологическое значение отдельных предметов и явлений среды оценивается посредством эмоций. В результате этого животное стремится поставить себя в положение, максимально соответствующее его эмоциональному состоянию в данной среде. Поскольку встреча с новой ситуацией происходит в пространстве, времени и движении, животное для нахождения наиболее адекватной программы поведения должно учитывать эти параметры как важнейшие координаты среды.

В основе изменения отношений между предметами и явлениями среды лежат определенные законы природы. Поэтому для выбора адекватного поведения животное должно оперировать этими законами. При этом могут использоваться не только законы, которые животные улавливают в момент принятия решения, но и законы, уловленные ими в течение предшествующей жизни. Материальной

основой для этого служат разнообразные нейроны, избирательно реагирующие на тонкие изменения любого параметра среды. Наличие избыточного числа нейронов с разной функциональной активностью, обусловленной специфическими наборами генов в нервных клетках, позволяет животному без предварительного опыта улавливать некоторые законы природы.

Сопоставление улавливаемых законов в данный момент с законами, хранящимися в памяти, осуществляется сознанием, которое является доминирующим фокусом конвергенции всего сенсорного восприятия настоящего и прошедшего. В результате коррекции при помощи сознания осуществляется принятие наиболее адекватного решения в сложившейся ситуации.

Изложенная схема выполнения рассудочного акта открыла возможности для конкретного физиолого-генетического изучения рассудочной деятельности. Она позволила взглянуть на перспективы и пути эволюции этой формы высшей нервной деятельности.

Морфофизиологические исследования, проведенные в русле идей, высказанных в настоящей главе, согласуются с основными положениями гипотезы.

Сопоставление успеха решения предлагавшихся задач с нейронной организацией конечного мозга показало, что чем больше размер мозга, т. е. чем из большего числа нейронов он состоит и чем совершеннее система соединений между ними, тем большая вероятность того, что животное обладает более высокоразвитой элементарной рассудочной деятельностью. Например, стриатум ворон значительно больше по объему, чем у голубей [Portmann 1946, 1947]. В отделах стриатума ворон стволы дендритов более извилисты, они тоньше, а среди длинноаксонных нейронов можно найти клетки, снабженные густым покровом протоплазматических выростов, посредством которых осуществляется контакт между нейронами. У голубей структура нейронов стриатума значительно более примитивна [Доброхотова 1978]. Есть все основания полагать, что значительно более развитая рассудочная деятельность ворон по сравнению с голубями может обуславливаться разным морфологическим строением их мозга.

Имеются экспериментальные данные, показывающие, что интегрирующим отделом мозга при осуществлении элементарного рассудочного акта является префронтальный отдел лобных областей мозга у млекопитающих, передний отдел дорсальной коры у рептилий и, видимо, неостриатум у птиц.

Как указывалось выше, электрическое раздражение лимбической системы, от активности которой зависит эмоциональная окраска по-

ступающей сенсорной информации, повышает успешность решения экстраполяционной задачи крысами.

Поскольку в основе рассудочной деятельности лежит взаимодействие нескольких систем головного мозга, развитие способности к полноценной рассудочной деятельности, очевидно, возможно только после морфофизиологического созревания каждой из них. Как известно, функциональная активность конечного мозга находится в зависимости от процесса формирования морфологических и биохимических его компонентов. Этот процесс происходит в относительно поздние этапы онтогенеза, заканчиваясь к периоду полового созревания. На этом этапе существенное влияние на всю высшую нервную деятельность начинает оказывать гормональный фон организма. Очень важным моментом является также созревание лимбической системы, обеспечивающей эмоциональный фон для осуществления рассудочного акта.

Таким образом, необходима тонкая координация взаимодействия многих факторов, каждый из которых имеет самостоятельное значение для формирования рассудочной деятельности.

Очевидно, что сознание — основной компонент отбора адекватных решений — возникает у млекопитающих с момента рождения. Однако для принятия правильного решения организм должен получить достаточную информацию о своем месте в среде обитания, для этого необходим индивидуальный опыт. Животным с разной степенью развития рассудочной деятельности необходимо разное время для улавливания элементарных законов, связывающих явления и предметы среды их обитания.

Хотя работу мозга обеспечивает огромное количество нейронов, он, конечно, не непознаваем. Возможно, что сам принцип работы мыслительного аппарата мозга не так уж сложен.

В связи с этим высказанная гипотеза, с нашей точки зрения, открывает возможности для проведения направленного экспериментального исследования механизмов рассудка. В какой степени оправдается эта гипотеза, сказать трудно, но мы убеждены в одном, что морфофизиологические основы разума возникли в результате взаимодействия сложных макробиологических систем, эволюция которых уходит в далекое прошлое.

ГИПОТЕЗА Л. В. КРУШИНСКОГО «О ВОЗМОЖНОМ МЕХАНИЗМЕ РАССУДКА» И НЕКОТОРЫЕ ИДЕИ РАЗВИТИЯ НЕЙРОБИОЛОГИИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XX ВЕКА

И. И. Полетаева

Гипотеза о возможном механизме рассудка, сформулированная Л. В. Крушинским, текст которой в формулировке автора представлен выше, была сначала опубликована в ряде журнальных статей, в частности, в «Природе» [Крушинский 1974]. В монографии «Биологические основы...» он представил ее в более развернутом виде. Настоящую статью нельзя рассматривать как обзор современных представлений о «возможных механизмах рассудка», ее цель показать, как экспериментатор с большим потенциалом естествознания-натуралиста смог обобщить представления нейробиологии середины XX века и сформулировать гипотезу, которая четко «перекликается» с идеями других ученых. Примерно в то же время, что и гипотеза Л. В. Крушинского был предложен ряд «общих» по своему содержанию гипотез, которые с большим или меньшим «успехом» продолжают влиять на концепции сознания и сегодня. Это были такие исследователи, как А. Фессар (см. [Tuč-Dumont et al. 2012]), Дж. Эдельман и В. Маунткасл [Edelman, Mountcastle 1978; Mountcastle 1978; 1997], Ф. Крик ([Crick, Koch 2003], см. также [Siegel, Callaway 2003]), И. Конорский (1970), П. В. Симонов (1985). Разумеется, что перечислением этих имен данный список далеко не исчерпывается. Очевидно, что Л. В. Крушинский был не одинок в стремлении построить интегральную картину принципов работы мозга. Многочисленные совпадения в элементах гипотетических построений, выдвигавшихся этими учеными, были тем более знаменательны, что личных контактов с зарубежными коллегами-нейрофизиологами у Крушинского не было. Эти совпадения, по всей видимости, знаменуют реальное существование неких узловых принципов, которые могут объяснять возникновение когнитивной сферы человека и ее биологические основы, которые можно обнаружить у животных.

Многие теоретические положения, выдвинутые Леонидом Викторовичем еще в 1970—1980-е гг., казались в то время умозрительными, однако сегодня они получили фундаментальные экспериментальные подтверждения и лежат в основе парадигм современной нейробиологии. К их числу, в частности, относятся заложенные им основы изучения «биологических основ рассудочной деятельности» животных. В настоящее время эти проблемы находятся в центре внимания интенсивно развивающейся когнитивной науки. В преддверии «когнитивной революции» развитие этих представлений приобретает особое значение.

Опубликованная в Природе в 1974 г., а затем в монографии 1977 г., гипотеза «О возможном механизме рассудка» выглядела для нас, молодых сотрудников лаборатории Л. В. Крушинского, и удивительной, и, в целом, очень умозрительной, оторванной от непосредственных физиологических знаний «тогдашнего» сегодня. Однако через год, в 1978 г. увидела свет монография «Mindful Brain»¹ (это название можно перевести и как «Мозг, полный разума», сравн. «Бодрствующий мозг» Р. Мэгюна), в которой были две привлекавшие наше внимание статьи — В. Маунткастла и Дж. Эдельмана. В этой книге анализировались разные, но взаимно дополняющие аспекты способов нейронных взаимодействий, связывающие между собой такие высшие функции, как память, научение, восприятие и мышление. Новые представления, которые развивались в этих работах, также как и гипотеза Л. В. Крушинского, создавались под мощным влиянием, которое оказали на мировую физиологию работы Д. Хьюбела и Т. Визела (см. [Robertson 2009]). В. Маунткастл предположил, что ранее описанный им принцип организации нейронов коры в виде «колонок» [Mountcastle 1957], универсален и играет принципиально важную роль в формировании высших функций мозга. По его мысли, организация нервных элементов в виде наличия дискретных единиц обработки информации (мини- и гипер-колонок) и «распределенного» принципа их контактов обеспечивает их динамическое взаимодействие. Основная идея Дж. Эдельмана заключалась в постулировании того, что состояние «сознания» возникает вследствие повторного фазического поступления сигналов, протекающего в виде параллельных процессов, в которые включены также ассоциации между уже хранящимися «паттернами» (нейронной активности²) и поступлением сенсорной информации, предполагающие наличие некоторого процесса *отбора*. В дальнейшем этот принцип автор назвал *Neural Darwinism* (или отбор

¹ Edelman G. M., Mountcastle V. B. (eds). The Mindful Brain. MIT Press, 1978.

² В скобках — наше уточнение, прим. сост.

нейронных групп, neuronal group selection). Концепция Эдельмана содержит три основных постулата: 1) Анатомические контакты в мозге происходят вследствие селективных механо-химических процессов в ходе развития (это «первичный» репертуар, создающийся путем дифференциального размножения мозговых клеток предшественниц³). 2) После установления морфологической структуры начинает действовать следующий тип отбора, основанный на формирующемся постнатальном опыте и дифференциальной силе синаптических связей между группами нейронов. 3) Принцип множественного повторного (reentrant) обмена сигналами между группами нейронов способствует построению пространственно-временного континуума, отражающего «real-world interactions»⁴. Определение сознания Дж. Эдельманом практически полностью совпадает с таковым, которые независимо от него дал Л. В. Крушинский. Эдельман считает, что сознание это «...то, что мы теряем в состоянии сна без сновидений, при глубоком наркозе или в коме, и то, что к нам возвращается после прекращения этих состояний...». С его точки зрения, сознание зависит от наличия в мозге огромного числа нейронов и связанных с ними клеток, почти беспредельного числа их возможных взаимодействий, а также от массивов множественных возвратных связей как между отдельными клетками, так и между более крупными группами клеток и далее — между функциональными частями мозга.

Между представлениями В. Маунткастла (корковые «колонки») и Дж. Эдельмана (популяции нейронов, которые возникают не как следствие выработанных правил-инструкций, а как результат отбора) читатели видели достаточно четко выраженный параллелизм. Параллелизм видим и мы между положениями гипотезы Л. В. Крушинского о возможном механизме рассудка и представлениями этих исследователей.

³ Прим. сост.

⁴ Сравним с определением акта элементарной рассудочной деятельности по Крушинскому: «...улавливание эмпирических закономерностей, связывающих предметы и явления окружающего мира»(!)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В истории изучения поведения животных в целом и их «разума», в частности, на протяжении XX века происходил естественный переход от описания отдельных феноменов к систематическому экспериментальному анализу. Следующим шагом на этом пути является необходимость построения общей теории. Проверка правильности таких теоретических построений — как правило, удел учеников создателя теории. Работы Л. В. Крушинского развивались именно по такому пути.

Авторы глав этой коллективной монографии — представители нескольких поколений сотрудников лаборатории, которую Л. В. Крушинский создал и возглавлял вплоть до своей кончины в 1984 г. Многие из авторов в силу своего возраста не застали его в живых. Среди авторов — также выдающиеся зоологи, ученики Л. В. Крушинского, общение с которым определило их судьбу в науке, а также ученые, для которых он был эталоном нон-конформизма и настойчивости в разработке принципиально новых научных парадигм.

Работы, собранные в настоящей книге, — это подтверждение жизненности многих теоретических обобщений, которые он сделал за 50 с лишним лет работы в науке.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян и др. 1973 — *Агаджанян Н. А., Блинков С. М., Маневич А. З., Парфенов А. Л., Елфимов А. И., Артюнова А. С.* Использование адаптации к гипоксии при окклюзии магистральных сосудов головного мозга // Экспер. хирург. и анестезиол. 1973. № 5. С. 59—62.
- Адрианов и др. 1987 — *Адрианов О. С., Молодкина Л. Н., Ямщикова Н. Г.* Ассоциативные системы мозга и экстраполяционное поведение. М.: Медицина. 1987.
- Андреева, Обухов 1999 — *Андреева Н. Г., Обухов Д. К.* Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. СПб.: Изд-во «Лань», 1999.
- Анохин 1962 — *Анохин П. К.* Рефлекс цели как объект физиологического анализа // Журн. высш. нервн. деят. 1962. Т. 126. Вып. 1. С. 7—21.
- Артёмов, Сахаров 1986 — *Артёмов Н. М., Сахаров Д. А.* Хачатур Седракович Коштоянц. М.: Наука, 1986.
- Асратян 1974 — *Асратян Э. А.* Иван Петрович Павлов. М., 1974.
- Астаурова, Попова 1989 — *Астаурова Н. Б., Попова Н. В.* Изменчивость морфофункциональной дифференцировки ЦНС в гетерогенной популяции лабораторной мыши // Журн. высш. нерв. деят. 1989. 39 (5). С. 935—940.
- Багнаяр, Хейнрих 2007 — *Багнаяр Т., Хейнрих Б.* Мудрый ворон // В мире науки. 2007. № 7. С. 59—65.
- Багоцкая и др. 2010а — *Багоцкая М. С., Смирнова А. А., Зорина З. А.* Сравнительное исследование способности врановых птиц к решению задачи на подтягивание подвешенной приманки // Журн. высш. нерв. деят. 2010. Т. 60. № 3. С. 321—329.
- Багоцкая и др. 2010б — *Багоцкая М. С., Смирнова А. А., Зорина З. А.* Врановые способны понимать логическую структуру задач на подтягивание закрепленной на нити приманки // Журн. высш. нерв. деят. 2010. Т. 60. № 5. С. 543—551.
- Багоцкая и др. 2013 — *Багоцкая М. С., Смирнова А. А., Зорина З. А.* Изучение способности серых ворон (*Corvus cornix* L.) решать задачи на добычу приманки из трубки с ловушкой // Журн. общей биологии, 2013. Т. 74. № 1. С. 23—33.

- Бадридзе 1987 — *Бадридзе Я. К.* Пищевое поведение волка (вопросы онтогенеза). Тбилиси: Мецниереба, 1987.
- Бадридзе 2003 — *Бадридзе Я. К.* Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и метод реинтродукции. М.: Геос, 2003.
- Бадридзе 2010 — *Бадридзе Я. К.* Формирование охотничьего поведения волка // Зоологич. журн. 2010. Т. 89. № 7. С. 862—870.
- Баклушинская и др. 2010 — *Баклушинская И. Ю., Романенко С. А., Графодатский А. С., Матвеевский С. Н., Ляпунова Е. А., Коломиец О. Л.* Роль хромосомных перестроек в эволюции слепушонок рода *Ellobius* (Rodentia, Mammalia) // Генетика. 2010. Т. 46, т. 9. С. 1290—1293.
- Батуев и др. 1997 — *Батуев А. С., Брагина Т. А., Александров А. С., Рябинская Е. А.* Аудиогенная эпилепсия — морфофункциональный анализ // Журн. высш. нерв. деят. 1997. Т. 47. № 2. С. 431—438.
- Березовский и др. 1982 — *Березовский В. А., Богомолец В. И., Датина В. Г., Носарь В. И.* Физиологические механизмы реабилитирующего действия горного климата // Физиол. журн. 1982. Т. 28. № 5. С. 515—521.
- Бериташвили 1932 — *Бериташвили И. С.* Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932.
- Бериташвили 1968 — *Бериташвили И. С.* Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. Тбилиси: изд-во АН ГССР, 1968.
- Бехтин, Сулимов 1985 — *Бехтин И. Н., Сулимов К. Т.* Скрещивается собака с шакалом // Природа. 1985. № 3. С. 65—71.
- Бирюков 1960 — *Бирюков Д. А.* Экологическая физиология нервной деятельности. Л.: Медгиз, 1960.
- Бирюков 1973 — *Бирюков Д. А.* Избранные труды. Л.: Медицина, 1973.
- Биттерман 1973 — *Биттерман М. Е.* Эволюционное развитие условнорефлекторной деятельности. Механизмы формирования и торможения условных рефлексов. М.: Наука, 1973. С. 13—25.
- Блюменфельд 1974 — *Блюменфельд Л. А.* Проблемы биологической физики. М.: Наука, 1974.
- Богословская, Поляков 1981 — *Богословская Л. С., Поляков Г. И.* Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981.
- Богоявленская, Новоселова 2007 — *Богоявленская Д. Б., Новоселова С. Л.* Поведение шимпанзе в процессе выработки реакции на отвлеченные признаки // Всеросс. конф. с межд. участием «Традиции и перспективы развития зоопсихологии в России», посвящ. памяти Н. Н. Ладыгиной-Котс». Тезисы докл. Пенза, 2007. С. 17—20.
- Бриллюэн 1960 — *Бриллюэн Л.* Наука и теория информации. М.: Изд. Физмат. лит., 1960.
- Бриллюэн 1966 — *Бриллюэн Л.* Научная неопределенность и информация. М.: Мир, 1966.
- Бромлей 1965 — *Бромлей Г. Ф.* Медведи юга Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1965.

- Брушлинский 2003 — *Брушлинский А. В.* Субъект: мышление, учение, воображение. М.; Воронеж: Изд-во НПО «МОДЭК», 2003.
- Вагнер 1896 — *Вагнер В. А.* Вопросы зоопсихологии. СПб., 1896.
- Вагнер 1902 — *Вагнер В. А.* Биологический метод в зоопсихологии. Труды Петербургского общества естествоиспытателей. 1902.
- Васильев 1980 — *Васильев А. М.* Введение в статистическую физику. М.: Высшая школа, 1980.
- Вацуро 1948 — *Вацуро Э. Г.* Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе). М.: Изд-во АМН СССР, 1948.
- Вацуро, Захер 1963 — *Вацуро Э. Г., Захер Ю. Я.* Условный рефлекс на отношение раздражителей как проблема физиологии высшей нервной деятельности // Проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л.: Медгиз, 1963. С. 143—173.
- Вепринцев и др. 1964 — *Вепринцев Б. Н., Крастс И. В., Сахаров Д. А.* Нервные клетки голожаберного моллюска *Tritonia diomedea* Bergh // Биофизика. 1964. Т. 9. С. 327—336.
- Вицлеб 1996 — *Вицлеб Э.* Функции сосудистой системы // Физиология человека: В 3 т. Т. 2 / Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. М.: Мир, 1996.
- Власов С. Г. и др. 1991 — *Власов С. Г., Стороженко Ш. В., Хак А. М., Кошелев В. Б., Рясина Т. В., Медведев О. С.* Сердечно-сосудистые реакции во время аудиогенных судорог у крыс, генетически предрасположенных к эпилепсии // Физиол. журн. СССР. 1991. Т. 77. № 4. С. 52—57.
- Власов Т. Д. и др. 2004 — *Власов Т. Д., Коржевский Д. Э., Полякова Е. А.* Ишемическая адаптация головного мозга крысы как метод защиты эндотелия от ишемического /реперфузионного повреждения // Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 2004. Т. 90. № 1. С. 40—48.
- Волькенштейн 1975 — *Волькенштейн М. В.* Молекулярная биофизика. М.: Наука, 1975.
- Волькенштейн 1980 — *Волькенштейн М. В.* Физика и биология. М.: Наука, 1980.
- Волькенштейн 2008 — *Волькенштейн М. В.* Биофизика. СПб., 2008.
- Воронин 1977 — *Воронин Л. Г.* Эволюция высшей нервной деятельности (очерки). М.: Наука, 1977.
- Воронин, Козаровицкий 1969 — *Воронин Л. Г., Козаровицкий Л. Б.* Некоторые особенности высшей нервной деятельности черноморского дельфина афалины (*Tursiops truncatus*) // Журн. высш. нерв. деят. 1969. Вып. 19. № 2. С. 233—242.
- Воронов 2003 — *Воронов Л. Н.* Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц. М.: Изд-во МГУ, 2003.
- Воронов и др. 2007 — *Воронов Л. Н., Самсонова М. Л., Романова Н. М. и др.* Сравнительный анализ особенностей морфотипов конечного мозга врановых и других птиц // «Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах». Материалы VIII Межд. конф. по врановым птицам. Якорная Щель, 21—25 сент., 2007. С. 176—178.

- Всеволодов, Голиченков 2006 — *Всеволодов В. Э., Голиченков В. А.* Воспоминания о Леониде Викторовиче Крушинском // *Крушинский Л. В.* Записки московского биолога: Загадки поведения животных / Сост. З. А. Зорина, И. И. Полетаева. М.: Языки славянской культуры, 2006. С. 445—449.
- Выготский 1982 — *Выготский Л. С.* История развития высших психических функций. Т. 3. М.: Педагогика, 1982. С. 5—328.
- Выготский 1996 — *Выготский Л. С.* Мышление и речь. М.: Лабиринт, 1996.
- Гороховская 2001 — *Гороховская Е. А.* Этология: рождение дисциплины. СПб.: Алетей, 2001.
- Гороховская 2006 — *Гороховская Е. А.* Открытость миру: контакты Л. В. Крушинского с иностранными коллегами // *Крушинский Л. В.* Записки московского биолога: Загадки поведения животных / Сост. З. А. Зорина, И. И. Полетаева. М.: Языки славянской культуры, 2006. С. 462—468.
- Гороховская 2008 — *Гороховская Е. А.* Этология в СССР в 1960-е годы: распространение идей и начало исследований // Институт истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова. Годичная науч. конф., 2007. М.: ИДЭЛ, 2008. С. 135—138.
- Грин 2009 — *Грин Б.* Ткань космоса М.: УРСС, 2000. 2009.
- Гудолл 1992 — *Гудолл Дж.* Шимпанзе в природе: поведение. М.: Мир, 1992.
- Гусельников 1965 — *Гусельников В. И.* Электрофизиологическое исследование анализаторных систем в филогенезе позвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1965.
- Дарвин 1896 — *Дарвин Ч.* Происхождение человека и половой подбор // *Дарвин Ч.* Сочинения. Т. 2. СПб., 1896.
- Дарвин 1953 — *Дарвин Ч.* Происхождение человека и половой отбор. М.: Изд. АН СССР. 1953.
- Дашевский 1972 — *Дашевский Б. А.* Решение обезьянами задач, требующих оперирования эмпирической размерностью фигур // ДАН СССР. 1972. Т. 204. № 2. С. 496—498.
- Дельгадо 1971 — *Дельгадо Х.* Мозг и сознание, М.: Мир, 1971
- Денисов — *Денисов П. К.* Анализаторная и синтетическая функция больших полушарий шимпанзе // URL: <http://antropogenez.ru/article/646/>
- Денисов 1958 — *Денисов П. К.* Анализаторная и синтетическая функция больших полушарий шимпанзе // Журн. высш. Нерв. деят. 1958. Т. 8. Вып. 6. С. 845—854.
- Дерим-Оглу, Егорова 1982 — *Дерим-Оглу Е. Н., Егорова Г. В.* Экспериментальное исследование способности к распознаванию числа стимулов у птиц (на примере мухоловки-пеструшки — *Muscicapa hypoleuca*) // Зоологический журнал. 1982. Т. 61. Вып. 10. С. 1543—1548.
- Доброхотова 1978 — *Доброхотова Л. П.* Сравнительное изучение нейронного строения neostriatum птиц, обладающих различной способностью к экстраполяции // Журн. высш. нерв. деят. 1978. 28 (1). С. 162—168.
- Дьюсбери 1981 — *Дьюсбери Д.* Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981.

- Дьяконова 2011 — Дьяконова В. Е. Контекст-зависимый выбор поведения: нейротрансмиттерные механизмы. Дис. ... докт. биол. наук. М.: ИБР РАН, 2011.
- Дьяконова Т. Л. 1985 — Дьяконова Т. Л. Регуляция пластических свойств электровозбудимой мембраны нейрона серотонином // Журн. высш. нерв. деят. 1985. Т. 35. № 4. С. 753—759.
- Дьяконова Т. Л. 1991 — Дьяконова Т. Л. Нейрохимические механизмы регуляции пачечной активности в изолированных эндогенных осцилляторах улитки: роль моноаминов и опиоидных пептидов // Нейрофизиология. (Киев), 1991. Т. 23. № 4. С. 472—480.
- Дьяконова, Крушинский 2005 — Дьяконова В. Е., Крушинский А. Л., Влияние ингибитора NO-синтазы на агрессивное и половое поведение сверчка // Росс. физиол. журн. 2005. Т. 91. № 6. С. 616—624.
- Дьяконова, Сахаров 1994а — Дьяконова В. Е., Сахаров Д. А. Участие эндогенной опиоидной системы в регуляции пищевого и защитного поведения моллюска // Журн. высш. нерв. деят. 1994. Т. 44. № 2. С. 316—322.
- Дьяконова, Сахаров 1994б — Дьяконова В. Е., Сахаров Д. А. Нейротрансмиттерная основа поведения моллюска: управление выбором между ориентировочным и оборонительным ответом на предъявление незнакомого объекта // Журн. высш. нерв. деят. 1994. Т. 44. № 3. С. 526—531.
- Жулин, Плескачева 1991 — Жулин В. В., Плескачева М. Г. Связывание ГАМК и диазепама в головном мозге крыс линии Крушинского-Молодкиной // Нейрохимия. 1991. Т. 10. № 1—2. С. 10—17.
- Зеленская 2003 — Зеленская Л. А. Стратегии питания командорской популяции серокрылых чаек (*Larus glaucescens* Naumann) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 6. С. 694—707.
- Зеленская 2008 — Зеленская Л. А. Тихоокеанская чайка: (*Larus schistisagus* Stejneger, 1884). Магадан: ИБПС, 2008.
- Зиновьева, Зорина 1976 — Зиновьева И. Б., Зорина З. А. Удаление Wulst и старой коры у врановых без предварительного опыта решения задачи на экстраполяцию // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 4. С. 600—607.
- Зорина 2005 — Зорина З. А. Мышление животных: эксперименты в лаборатории и наблюдения в природе // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 1. С. 134—149.
- Зорина 2008а — Зорина З. А. Обезьяны не только «думают», но и «говорят» // Вопросы языкознания. 2008. № 4. С. 41—50.
- Зорина 2008б — Зорина З. А. У истоков сравнительной психологии и этологии человека: труды Н. Н. Ладыгиной-Котс // Вестник НГУ. Сер. «Психология». 2008. Т. 2. Вып. 2. С. 10—27.
- Зорина 2008в — Зорина З. А. Возможность диалога между человеком и человекообразной обезьяной: обзор экспериментальных исследований // Разумное поведение и язык / Сост. А. Д. Кошелев, Т. В. Черниговская. М.: Языки славянских культур. 2008. Вып. 1. С. 135—173.
- Зорина 2010 — Зорина З. А. Сравнительная характеристика ВНД позвоночных разных систематических групп: поиски эволюционных предпосы-

- лок мышления человека // Сборник трудов, посвящ. 100-летию со дня рожд. Л. Г. Воронина. М.: Изд-во МГУ, 2010.
- Зорина 2011a — Зорина З. А. «Языковые» способности человекообразных обезьян // Историческая психология и социология истории. 2011. Т. 4. № 2. С. 56—84.
- Зорина 2011b — Зорина З. А. Когнитивные способности приматов // Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии. Материалы 2-й межд. конф. по мед. приматологии, посвящ. 90-летию со дня рожд. акад. Б. А. Лапина. 8—10 авг., 2011. Сочи, 2011. Т. 2. С. 245—255.
- Зорина и др. 1988 — Зорина З. А., Гражданкина А. Н., Салимов Р. М. Сравнительная характеристика решения теста Ревеша-Крушинского у птиц и обезьян. Проблемы микроэволюции. М., 1988. С. 130—131.
- Зорина и др. 1991 — Зорина З. А., Калинина Т. С., Майорова М. Е. и др. Относительные количественные оценки у ворон и голубей при экстренном сопоставлении стимулов, ранее связанных с разными количествами подкрепления // Журн. высш. нерв. деят. 1991. Т. 41. № 2. С. 306—313.
- Зорина и др. 1995 — Зорина З. А., Калинина Т. С., Маркина Н. В. Транзитивное заключение у птиц: решение теста Гиллана врановыми и голубями // Журн. высш. нерв. деят. 1995. Т. 45. № 4. С. 716—722.
- Зорина и др. 1999, 2002, 2013 — Зорина З. А., Полетаева И. И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетики поведения. (Учебник с грифом Мин. образ. РФ). М.: Изд-во МГУ, 1999, 2002, 2013.
- Зорина и др. 2001 — Зорина З. А., Смирнова А. А., Лазарева О. Ф. Умеют ли вороны «считать»? // Природа. 2001. № 2. С. 72—79.
- Зорина и др. 2006 — Зорина З. А., Смирнова А. А., Плескачева М. Г., Дубынина Е. В. Новое в исследованиях мозга и высшей нервной деятельности врановых птиц (2002—2005) // Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России. Труды Всерос. науч. конф. по изучению врановых птиц. Казань: Новое знание, 2006. С. 16—43.
- Зорина и др. 2007 — Зорина З. А., Смирнова А. А., Плескачева М. Г. Высшая нервная деятельность серой вороны // Серая ворона (*Corvus cornix*) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (Пробл. синантропизации и урбанизации). Иваново: Х-Пресс, 2007. С. 55—94.
- Зорина, Обозова 2011 — Зорина З. А., Обозова Т. А. Новое о мозге и когнитивных способностях птиц // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 7. С. 784—802.
- Зорина, Полетаева 2000 — Зорина З. А., Полетаева И. И. Поведение животных. (Популярная монография). М.: Астрель, 2000.
- Зорина, Полетаева 2001, 2004, 2007, 2010 — Зорина З. А., Полетаева И. И. Зоопсихология: Элементарное мышление животных. (Учебн. пос. с грифом Мин. образ. РФ). М.: Аспект-Пресс, 2001, 2004, 2007, 2010.
- Зорина, Полетаева 2001, 2010 — Зорина З. А., Полетаева И. И. Зоопсихология: элементарное мышление животных. М.: Аспект Пресс, 2001, 2010.
- Зорина, Салимов 1989 — Зорина З. А., Салимов Р. М. Оценка способности к решению теста Ревеша-Крушинского у врановых птиц // Журн. высш. нерв. деят. 1989. Т. 39. № 6. С. 1056—1060.

- Зорина, Смирнова 1992 — *Зорина З. А., Смирнова А. А.* Количественные оценки у серых ворон: обобщение по относительному признаку «большее множество» // Журн. высш. нерв. деят. 1992. Т. 45. № 3. С. 490—499.
- Зорина, Смирнова 1994 — *Зорина З. А., Смирнова А. А.* Относительные количественные оценки у голубей и ворон: спонтанный выбор большего пищевого множества // Журн. высш. нерв. деят. 1994. Т. 44. № 3. С. 618—621.
- Зорина, Смирнова 1995 — *Зорина З. А., Смирнова А. А.* Количественные оценки серых ворон: обобщение по относительному признаку «большее множество» // Журн. высш. нерв. деят. 1995. Т. 45. № 4. С. 490—498.
- Зорина, Смирнова 1996 — *Зорина З. А., Смирнова А. А.* Количественная оценка серой вороной множеств, состоящих из 15—25 элементов // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. № 2. С. 298—301.
- Зорина, Смирнова 2006 — *Зорина З. А., Смирнова А. А.* О чем рассказали «говорящие» обезьяны. (Способны ли высшие животные оперировать символами?) М.: Языки славянских культур, 2006.
- Зорина, Смирнова 2008 — *Зорина З. А., Смирнова А. А.* Обобщение, умозаключение по аналогии и другие когнитивные способности врановых птиц // Когнитивные исследования: Сб. науч. трудов: Вып. 2 / Под ред. В. Д. Соловьева, Т. В. Черниговской. М.: Ин-т психологии РАН, 2008. С. 148—165.
- Зорина, Смирнова 2011 — *Зорина З. А., Смирнова А. А.* История и методы экспериментального изучения мышления животных // Современная экспериментальная психология: В 2 т. / Под ред. В. А. Барабанщикова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2011. Т. 1. С. 61—87.
- Зорина, Федотова 1981 — *Зорина З. А., Федотова И. Б.* Роль Wulst в решении экстраполяционной задачи у вороновых птиц // Журн. высш. нерв. деят. 1981. Т. 31. № 1. С. 185—187.
- Зотин, Зотин 1999 — *Зотин А. И., Зотин А. А.* Направление скорости и механизмы прогрессивной эволюции М.: Наука, 1999.
- Зухурова и др. 2010 — *Зухурова М. А., Старков А. В., Старовойт А. В., Барковская А. А., Власов Т. Д.* Гипоксическое и фармакологическое preconditionирование как механизмы защиты при фокальной ишемии головного мозга крысы // Регионарное кровообращение и микроциркуляция. 2010. Т. 9. № 3. С. 84—89.
- Ивашев и др. 1991 — *Ивашев М. Н., Медведев О. С., Кошелев В. Б., Рясина Т. В.* Системная и региональная гемодинамика во время судорожного припадка у крыс, генетически предрасположенных к аудиогенной эпилепсии // Бюлл. эксп. биол. мед. 1991. Т. 112. № 12. С. 604—605.
- Каботянский, Сахаров 1990 — *Каботянский Е. А., Сахаров Д. А.* Нейрональные корреляты серотонин-зависимого поведения крылоногого моллюска клона // Журн. высш. нерв. деят. 1990. Т. 40. С. 739—753.
- Кальтенхойзер 2006 — *Кальтенхойзер Д.* Воспоминания о Леониде Викторовиче Крушинском // *Крушинский Л. В.* Записки московского биолога: Загадки поведения животных / Сост. З. А. Зорина, И. И. Полетаева. М.: Языки славянской культуры, 2006. С. 429—439.

- Кастлер 1967 — *Кастлер Г.* Возникновение биологической организации М.: Мир, 1967.
- Келер 1930 — *Келер В.* Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М.: Комакадемия, 1930.
- Кольцова 1967 — *Кольцова М. М.* Обобщение как функция мозга. Л.: Наука, 1967.
- Косачева и др. 1998 — *Косачева Е. С., Кудрин В. С., Федотова И. Б., Семиохина А. Ф., Раевский К. С.* Влияние карбамазепина на содержание моноаминов и их метаболитов в структурах мозга крыс с аудиогенной эпилепсией // Эксперим. клин. фарм. 1998. Т. 61. № 3. С. 25—27.
- Кошелев и др. 1984 — *Кошелев В. Б., Крушинский А. Л., Сотская М. Н.* Предохраняющее влияние предварительной гипоксической адаптации на смертность животных от острых нарушений кровообращения, вызванных сильным возбуждением мозга. Докл. АН СССР. 1984. Т. 276. № 5. С. 1274—1276.
- Кошелев и др. 1987 — *Кошелев В. Б., Крушинский А. Л., Рясина Т. В., Ложникова С. М., Сотская М. Н.* Влияние кратковременной адаптации к гипоксии на развитие острых нарушений мозгового кровообращения у крыс, генетически предрасположенных к эпилепсии // Бюлл. эксп. биол. мед. 1987. Т. 103. №3. С. 373—376.
- Коштыянец 1932 — *Коштыянец Х. С.* Физиология и теория развития: Некоторые вопросы. М.: Медгиз, 1932.
- Коштыянец 1957 — *Коштыянец Х. С.* Основы сравнительной физиологии. Т. II. Сравнительная физиология нервной системы. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Коштыянец 1959 — *Коштыянец Х. С.* К проблеме возникновения функций нервной системы // Журн. общ. биол. 1959. Т. 20. С. 344—350.
- Коштыянец 1961 — *Коштыянец Х. С.* Проблемы эволюции функций и энзимохимии процессов возбуждения. Баховская лекция. М.: Изд-во АН СССР, 1961.
- Крутова 2006 — *Крутова В. И.* Кинолог с большой буквы // Записки московского биолога: Загадки поведения животных. Л. В. Крушинский. М.: Языки славянских культур. 2006. С. 483—489.
- Крушинская 1966 — *Крушинская Н. Л.* Некоторые сложные формы пищевого поведения кедровки *Nucifraga caucasicata* после удаления старой коры // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1966. Т. 2. С. 563—568.
- Крушинская 2006 — *Крушинская Н. Л.* Биография моего отца // Записки московского биолога: Загадки поведения животных. Л. В. Крушинский. М.: Языки славянских культур. 2006.
- Крушинский 1938 — *Крушинский Л. В.* Исследование по феногенетике признаков поведения у собак // Биологический журн. 1938. Т. 7. № 4. С. 869—891.
- Крушинский 1944 — *Крушинский Л. В.* Наследственное «фиксирование» индивидуально приобретенного поведения животных и происхождение инстинктов // Журнал общей биологии. 1944. Т. 5. № 5. С. 261—283.

- Крушинский 1948 — *Крушинский Л. В.* Некоторые этапы интеграции в формировании поведения животных // Успехи современной биологии. 1948. Т. 26. № 2 (5). С. 737—754.
- Крушинский 1958 — *Крушинский Л. В.* Экстраполяционные рефлексy как элементарная основа рассудочной деятельности животных. ДАН СССР, 1958. Т.121. №4, С. 762—765.
- Крушинский Л.В. 1959 — *Крушинский Л. В.* Изучение экстраполяционных рефлексов у животных. Пробл. кибернетики. 1959. Т. 2. С. 229—282.
- Крушинский 1960a — *Крушинский Л. В.* Изучение поведения птиц // Орнитология. Вып. 3. М., 1960. С. 17—26.
- Крушинский 1960b — *Крушинский Л. В.* Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960.
- Крушинский 1968 — *Крушинский Л. В.* Есть ли разум у животных? // Природа. 1968. № 8. С. 2—15.
- Крушинский 1969a — *Крушинский Л. В.* Этология // Большая медицинская энциклопедия. М., 1969. Т. 10. С. 1142—1150.
- Крушинский 1969b — *Крушинский Л. В.* Инстинкт // Большая медицинская энциклопедия. М., 1969. Т. 11. С. 573—582.
- Крушинский 1973 — *Крушинский Л. В.* Роль элементарной рассудочной деятельности в эволюции групповых отношений животных // Вопросы философии. 1973. № 11. С. 120—131.
- Крушинский 1974 — *Крушинский Л. В.* Элементарная рассудочная деятельность животных и ее роль в эволюции // Философия в современном мире. Философия и теория эволюции. М.: Наука, 1974. С. 156—215.
- Крушинский 1975 — *Крушинский Л. В.* Этология // История биологии с начала 20 века до наших дней. М.: Наука, 1975. С. 109—122.
- Крушинский 1977/2009 — Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1977; М.: URSS, 2009.
- Крушинский 1977a — *Крушинский Л. В.* Некоторые актуальные вопросы биологии развития поведения // Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 311—330.
- Крушинский 1991 — *Крушинский Л. В.* Эволюционно-генетические аспекты поведения: Избранные труды. М.: Наука, 1991.
- Крушинский 2006 — *Крушинский Л. В.* Записки московского биолога: Загадки поведения животных / Сост. З. А. Зорина, И. И. Полетаева. М.: Языки славянских культур, 2006.
- Крушинский 1977b/1986/2009 — *Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986; М.: UPCC (URSS), 2009.
- Крушинский и др. 1965 — *Крушинский Л. В., Молодкина Л. Н., Попова Н. П., Светухина В. М., Мац В. М.* Экспресс-информационные ассоциации как основа некоторых сложных форм поведения животных // Сложные формы поведения. М.; Л.: Наука, 1965. С. 58—63.
- Крушинский и др. 1975 — *Крушинский Л. В., Астаурова Н. Б., Кузнецова Л. М., Очинская Е. И., Полетаева И. И., Романова Л. Г., Сотская М. Н.* Роль ге-

- нотипических факторов в определении способности к экстраполяции // Актуальные проблемы генетики поведения / Отв. ред. В. К. Федоров, В. В. Пономаренко. Л.: Наука, 1975. С. 98—110.
- Крушинский и др. 1978 — Крушинский Л. В., Дыбан А. П., Полетаева И. И., Романова Л. Г., Попова Н. В., Баранов В. С. Пути физиолого-генетического исследования способности к экстраполяции у мышей // Журн. высш. нерв. деят. 1978. Т. 28. № 5. С. 903—912.
- Крушинский и др. 1979 — Крушинский Л. В., Зорина З. А., Дашевский Б. А. Способность к оперированию эмпирической размерностью фигур у птиц семейства Corvidae // Журн. высш. нерв. деят. 1979. Т. 29. № 3. С. 590—597.
- Крушинский и др. 1980а — Крушинский Л. В., Ефуни С. Н., Демуров Е. А., Флэсс В. А., Семиохина А. Ф., Гай Е. М., Тепляков В. Т. Предохраняющее действие гипербарической оксигенации при острых нарушениях кровообращения крыс разного возраста // Докл. АН СССР. 1980. Т. 255. № 4. С. 1016—1018.
- Крушинский и др. 1980б — Крушинский Л. В., Дашевский Б. А., Сотская М. Н., Дудолодова Л. А., Мычко Е. Н., Шубкина А. В., Ермакова Е. В. Исследование элементарной рассудочной деятельности волка (*Canis Lupus*) // Зоологич. журн. 1980. Т. 59. № 6. С. 915—924.
- Крушинский и др. 1981а — Крушинский Л. В., Ефуни С. Н., Демуров Е. А., Флэсс В. А., Семиохина А. Ф., Гай Е. М., Тепляков В. Т. Влияние гипербарической оксигенации на смертность животных от острых нарушений кровообращения, вызванных острым возбуждением мозга // Физиол. журн. СССР. 1981. Т. 67. № 3. С. 398—402.
- Крушинский и др. 1981б — Крушинский Л. В., Пажетнов В. С., Шубкина А. В. Изучение рассудочной деятельности бурых медведей // Экология, морфология и охрана медведей в СССР. М.: Главприрода МСХ СССР, 1981. С. 12—13.
- Крушинский и др. 1982 — Крушинский Л. В., Зорина З. А., Доброхотова Л. П., Бондарчук Л. С., Федотова И. Б. Экспериментальное изучение рассудочной деятельности птиц // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 22—35.
- Крушинский и др. 1983 — Крушинский Л. В., Якименко О. О., Попова Н. П. Особенности решения логической задачи как один из критериев биологического возраста // Новые исследования по возрастной физиологии. М., 1983. № 1 (20). С. 44—48.
- Крушинский и др. 1985а — Крушинский Л. В., Доброхотова Л. П., Школьник-Яррос Е. Г. Элементарная рассудочная деятельность и морфофизиологические параллели переднего мозга птиц и млекопитающих // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 5. С. 633—644.
- Крушинский и др. 1985б — Крушинский Л. В., Мычко Е. Н., Сотская М. Н., Шубкина А. Н. Элементарная рассудочная деятельность и сложные формы поведения // Волк. М.: Наука, 1985. С. 284—295.
- Крушинский и др. 1986 — Крушинский Л. В., Дыбан А. П., Баранов В. С., Полетаева И. И., Романова Л. Г. Поведение мышей с робертсоновскими транслокациями хромосом // Генетика. 1986. Т. 22. № 3. С. 434—441.

- Крушинский А. Л. и др. 1989 — *Крушинский А. Л., Рясина Т. В., Кошелев В. Б., Сотская М. Н., Бебинов Е. М., Белых А. Г., Стрелков Р. Б., Коршунова Т. С., Ларский Э. Г.* Протекторное действие разных видов и режимов адаптации к гипоксии на развитие стрессовых повреждений у крыс линии КМ // Физиол. журн. им И. М. Сеченова. 1989. Т. 75. № 11. С. 1576—1584.
- Крушинский А. Л. и др. 2001 — *Крушинский А. Л., Кошелев В. Б., Рясина Т. В., Яскин В. А., Кузенков В. С.* Кратковременная гипоксическая стимуляция повышает устойчивость крыс линии КМ в условиях акустического стресса // Вестник МГУ. Сер. «Биология». 2001. № 3. С. 46—49.
- Крушинский А. Л. и др. 2007 — *Крушинский А. Л., Реутов В. П., Кузенков В. С., Сорокина Е. Г., Кошелев В. Б., Фадюкова О. Е., Байдер Л. М., Куроптева З. В., Жумабаева Т. Т., Комиссарова Л. Х., Рясина Т. В., Косицын Н. С., Пинелис В. Г.* Оксид азота участвует в осуществлении механизмов кратковременной адаптации к гипоксии и реализации протекторного действия при развитии стрессорных повреждений у крыс линии Крушинского-Молодкиной // Известия РАН. Сер. «Биология». 2007. № 3. С. 329—335.
- Крушинский А. Л. и др. 2009 — *Крушинский А. Л., Кузенков В. С., Реутов В. П., Кошелев В. Б., Сорокина Е. Г.* Нитрат натрия снижает развитие стрессорных повреждений у крыс линии Крушинского-Молодкиной // Вестник МГУ. Сер. «Биология». 2009. С. 14—17.
- Крушинский, Зорина 1978 — *Крушинский Л. В., Зорина З. А.* Этология // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. Т. 30. М.: Сов. Энциклопедия, 1978. С. 306—307.
- Крушинский, Зорина 1982 — *Крушинский Л. В., Зорина З. А.* Новый метод оценки рассудочной деятельности птиц // Журн. высш. нервн. деят. 1982. Т. 32. № 5. С. 895—900.
- Крушинский, Крушинская 1977 — *Крушинский Л. В., Крушинская Н. Л.* Этология // Биология в школе. 1977. № 6. С. 15—26.
- Крушинский, Полетаева 1981 — *Крушинский Л. В., Полетаева И. И.* Поведение как фактор процесса микроэволюции. Руководство по физиологии (том «Физиологическая генетика и генетика поведения») / Отв. ред. Л. В. Крушинский. Л.: Наука, 1981. С. 303—329.
- Крушинский, Семиохина 1973 — *Крушинский Л. В., Семиохина А. Ф.* О возможном механизме замещающих движений у крыс // Журн. высш. нервн. деят. 1973. Т. 23. Вып. 6. С. 1280—1291.
- Крыжановский 2002 — *Крыжановский Г. Н.* Общая теория патофизиологических механизмов неврологических и психопатологических синдромов // Журн. нерв. психиатр. С. С. Корсакова. 2002. Т. 102. № 11. С. 4—13
- Купцов 2006 — *Купцов П. А.* Изучение активации различных отделов гиппокампа после выполнения грызунами пространственных тестов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2006.
- Купцов и др. 2005 — *Купцов П. А., Плескачева М. Г., Воронков Д. Н., Линн Х.-П., Анохин К. В.* Особенности экспрессии гена c-Fos по rostro-каудальной оси гиппокампа обыкновенных полевок после быстрого обучения

- решению пространственной задачи // Журн. высш. нерв. деят. 2005. Т. 55. № 2. С. 231—240.
- Купцов и др. 2006 — *Купцов П. А., Плескачева М. Г., Анохин К. В.* Обучение рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) запоминанию местоположения убежища в модифицированном «открытом поле» // Журн. высш. нерв. деят. 2006. Т. 56. № 3. С. 349—354.
- Купцов и др. 2012 — *Купцов П. А., Плескачева М. Г., Анохин К. В.* Неравномерная росто-каудальная активация гиппокампа после исследования мышами нового пространства // Журн. высш. нерв. деят. 2012. Т. 62. № 1. С. 43—55.
- Ладыгина-Котс 1923 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Исследование познавательных способностей шимпанзе. М.: Госиздат, 1923.
- Ладыгина-Котс 1925 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Предисловие к книге К. Лютца «Психология животных (Зоопсихология)». Тула: Пучина, 1925. С. 5—13.
- Ладыгина-Котс 1935 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. М.: Гос. Дарвиновский музей, 1935.
- Ладыгина-Котс 1958 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Развитие психики в процессе эволюции. М.: Изд-во АН СССР, 1958.
- Ладыгина-Котс 1959 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М.: Наука, 1959.
- Ладыгина-Котс 1963 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Послесловие к книге // *Дембовский Я.* Психология обезьян. М.: Иностран. лит., 1963. С. 285—324.
- Ладыгина-Котс 1965 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Предпосылки человеческого мышления. М.: Наука, 1965.
- Ладыгина-Котс 2011 — *Ладыгина-Котс Н. Н.* Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. 2-е изд. М.; Воронеж: Изд. МПСИ, 2011. (1-е изд. М.: Изд. Гос. Дарвиновского Музея, 1935.)
- Лазарева 2001 — *Лазарева О. Ф.* Способность к транзитивному заключению и представление о «постоянстве» предметов и их свойств у птиц в разные периоды онтогенеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001.
- Лазарева и др. 2000 — *Лазарева О. Ф., Смирнова А. А., Раевский В. В., Зорина З. А.* Исследование способности серых ворон к решению теста на транзитивное заключение: предварительные данные // Докл. РАН. 2000. № 35. С. 163—166.
- Лебедев 2012 — *Лебедев И. В.* Изучение функций каудальной части гиппокампа у мышей и полевок: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2012.
- Лебедев и др. 2012 — *Лебедев И. В., Плескачева М. Г., Анохин К. В.* Анализ поведения мышей линии C57BL/6 в аренах открытого поля разных размеров // Журн. высш. нерв. деят. 2012. Т. 62. № 4. С. 485—496.
- Лебедев и др. 2013 — *Лебедев И. В., Безряднов Д. В., Дикон Р. М. Д., Купцов П. А., Малыгин В. М., Плескачева М. Г.* Влияние удаления каудальной части гиппокампа рыжих полевок *Clethrionomys glareolus* на обучение в водном тесте Морриса // Изв. РАН. Сер. «Биология». 2013. 2. С. 197—205.

- Ленинжер 1985 — *Ленинжер А.* Основы Биохимии. Т. 2. М.: Мир, 1985.
- Леонтьев 1959 — *Леонтьев А. Н.* Проблемы развития психики. М.: Изд. АПН РСФСР, 1959.
- Леонтьев 1981 — *Леонтьев А. Н.* Проблемы развития психики. М.: Наука, 1981.
- Ливанов 1962 — *Ливанов М. Н.* Пространственный анализ биоэлектрической активности мозга. Журн. высш. нервн. деят. Т. 12. С. 399—409.
- Ломброзо 1892 — *Ломброзо Ч.* Гениальность и помешательство. СПб., 1892.
- Лоренц 1969 — *Лоренц К.* Эволюция ритуала в биологической и культурной сферах // Природа. 1969. № 11. С. 42—51.
- Лукьянова, Ушаков (ред) 2004 — *Лукьянова Л. Д., Ушаков И. Б.* (ред.). Проблемы гипоксии: молекулярные, физиологические и медицинские аспекты. М.; Воронеж: Изд-во «Истоки», 2004.
- Лурия 1973 — *Лурия А. Р.* Основы нейропсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1973.
- МакФарланд 1988 — *МакФарланд Д.* Поведение животных. М.: Мир, 1988.
- Мальчевский, Пукинский 1983 — *Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б.* Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983.
- Маркина и др. 1999а — *Маркина Н. В., Попова Н. В., Полетаева И. И.* Межлинейные различия в поведении мышей, селектированных на большую и малую массу мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1999. Т. 49. Вып. 1. С. 59—67.
- Маркина и др. 1999б — *Маркина Н. В., Попова Н. В., Салимов Р. М., Салимова Н. Б., Савчук О. В., Полетаева И. И.* Сравнение уровней тревожности и стресс-реактивности у мышей, селектированных на большой и малый вес мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1999. Т. 49. С. 789—798.
- Маркина и др. 2006 — *Маркина Н. В., Перепелкина О. В., Бизикоева Ф. З., Федотова И. Б., Ковалев Г. И., Полетаева И. И.* Неонатальное введение бупиронон изменяет межсамцовую агрессивность у взрослых мышей. Журн. высш. нервн. деят. 2006. Т. 56. № 4. С. 491—498.
- Медведев 1999 — *Медведев А. Е.* Моноаминоксидаза, трибулин, изатин: теоретические и прикладные медицинские аспекты // Вест. Росс. Акад. мед. наук. 1999. Т. 10. С. 45—48.
- Меерсон 1973 — *Меерсон Ф. З.* Общий механизм адаптации и профилактики. М.: Медицина, 1973.
- Меерсон 1981 — *Меерсон Ф. З.* Адаптация, стресс и профилактика. М.: Наука, 1981.
- Меерсон, Майзелис 1973 — *Меерсон Ф. З., Майзелис М. Я.* Влияние адаптации к высотной гипоксии на функцию головного мозга и его резистентность к повреждающим факторам // Журн. невроп. и психиатрии. 1973. Т. 73. № 9. С. 1414—1421.
- Меннинг 1982 — *Меннинг О.* Поведение животных: Вводный курс. М.: Мир, 1982.
- Мэгун 1965 — *Мэгун Б.* Бодрствующий мозг. М.: Мир, 1965.
- Натишвили 1987 — *Натишвили Т. А.* Роль образной памяти в эволюции поведения // Руководство по физиологии. Физиология поведения: Нейро-биологические закономерности. Л.: Наука, 1987. С. 524—620.

- Ничков, Кривицкая 1969 — *Ничков С., Кривицкая Г. Н.* Акустический стресс и церебровисцеральные нарушения. М.: Медицина. 1969.
- Новоселова 1997 — *Новоселова С. Л.* Н. Н. Ладыгина-Котс — гордость отечественной науки // Выдающиеся психологи Москвы. М., 1997. С. 76—107.
- Новоселова 2001 — *Новоселова С. Л.* Развитие интеллектуальной основы деятельности приматов. М.; Воронеж: РАО МПСИ, 2001.
- Обозова и др. 2009 — *Обозова Т. А., Смирнова А. А., Зорина З. А.* Клесты—еловики (*Loxia curvirostra*) способны к обобщению признака «больше» // Журн. высш. нерв. деят. 2009. Т. 59. № 3. С. 318—325.
- Обозова и др. 2010 — *Обозова Т. А., Багоцкая М. С., Смирнова А. А., Зорина З. А.* Сравнительная оценка способности серых ворон, лазоревок и клестовеловиков к решению комплекса тестов на добывание подвешенной приманки // Врановые птицы Северной Евразии. Материалы IX Междунар. конф. по изучению врановых птиц Северной Евразии. 23—26 сентября 2010. Омск, 2010. С. 99—100.
- Обозова и др. 2011 — *Обозова Т. А., Смирнова А. А., Зорина З. А.* Экспериментальный подход к изучению когнитивных способностей птиц в естественной среде обитания: относительные оценки размера стимулов у серокрылых чаек // Орнитология. 2011. Вып. 36. С. 244—249.
- Обозова и др. 2013 — *Обозова Т. А., Багоцкая М. С., Смирнова А. А., Зорина З. А.* Сравнительная оценка способности разных видов птиц к решению про-тоорудийных задач // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 6. С. 1—11.
- Обозова, Смирнова 2007 — *Обозова Т. А., Смирнова А. А.* Сравнительная характеристика способности к обобщению у серых ворон и клестов // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. Материалы VIII Междунар. конф. по врановым птицам. Якорная Щель, 21—25 сент. 2007 г. С. 192—194.
- Обухов 1999 — *Обухов Д. К.* Эволюционная морфология конечного мозга позвоночных. СПб.: Знак, 1999.
- Овсянников, Бадридзе 1989 — *Овсянников Н. Г., Бадридзе Я. К.* Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения // Докл. АН СССР. 1989. Т. 306. № 4. С. 1015—1018.
- Орбели 1949 — *Орбели Л. А.* Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л.: АН СССР, 1949.
- Очинская, Рубцова 1976 — *Очинская Е. И., Рубцова Н. Б.* Реакция экстраполяции при разрушении дорсальной коры переднего мозга черепахи // Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. № 3. С. 626—632.
- Павлов 1949 — *Павлов И. П.* Павловские среды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 262—263.
- Пажетнов 2010 — *Пажетнов В. С.* Бурый медведь. Тверь: Седьмая буква. 2010.
- Панов 2005 — *Панов Е. Н.* Знаки. Символы. Языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М: Знание, 2005.
- Пархач 2004 — *Пархач Д. В.* Сравнение некоторых морфологических характеристик гиппокампа и зубчатой фасции рыжих (*Clethrionomys glareolus*),

- красных (*Clethrionomys rutilus*) полевков и мышей линии C57BL/6. Дипломная работа. МГУ. 2004.
- Паттерсон и др. 2000 — *Паттерсон Ф. Г., Матеева М. Л., Хайликс В. А.* Как гориллы познают мир вокруг себя: что показал проект Коко // *Иностранная психология*. 2000. № 13. С. 41—55.
- Перепелкина и др. 2006 — *Перепелкина О. В., Маркина Н. В., Полетаева И. И.* Способность к экстраполяции направления движения у мышей, селективных на большой и малый вес мозга: влияние пребывания в «обогащенной» среде // *Журн. высш. нерв. деят.* 2006. Т. 56. № 2. С. 282—286.
- Перепелкина и др. 2011 — *Перепелкина О. В., Маркина Н. В., Голибродо В. А., Лилин И. Г., Полетаева И. И.* Селекция мышей на высокий уровень способности к экстраполяции при низком уровне тревожности // *Журн. высш. нерв. деят.* 2011. Т. 61. № 6. С. 742—9. 1—8
- Пиаже 1969 — *Пиаже Ж.* Избранные психологические труды. М., 1969.
- Плескачева 2008 — *Плескачева М. Г.* Поведение и пространственное обучение птиц в радиальном лабиринте // *Журн. высшей нервной деят.* 2008. Т. 58. № 4. С. 389—407.
- Плескачева и др. 1995 — *Плескачева М. Г., Зорина З. А., Чебыкина Л. И., Костына З. А.* Решение теста Ревеша-Крушинского крысами пасюками // *Журн. высш. нерв. деят.* 1995. Т. 45. № 4. С. 701—715.
- Плескачева и др. 1998 — *Плескачева М. Г., Зорина З. А., Чебыкина Л. И., Костына З. А.* Решение теста Ревеша-Крушинского крысами разных генотипов // *Журн. высш. нерв. деят.* 1998. Т. 48. № 1. С. 38—46.
- Плескачева и др. 2001 — *Плескачева М. Г., Маркина Н. В., Перепелкина О. В., Шефран Х., Полетаева И. И., Вольфер Д. П., Липп Х.-П.* Влияние естественного отбора на изменчивость морфологических признаков ЦНС и поведение домовых мышей // *Экология*. 2001. № 3. С. 231—236.
- Плескачева и др. 2002 — *Плескачева М. Г., Зорина З. А., Николенко Д. Л., Вольфер Д. П., Костына З. А., Липп Х.-П.* Поведение в водном тесте Морриса крыс линии Крушинского-Молодкиной, селективных на повышенную судорожную готовность // *Журн. высш. нерв. деят.* 2002. Т. 52. № 3. С. 356—365.
- Плескачева и др. 2003а — *Плескачева М. Г., Гарин Н. Н., Купцов П. А., Николенко Д. Л., Вольфер Д. П., Куприянова И. Ф., Липп Х.-П.* Обучение полевков в стандартных лабораторных тестах (радиальный 8-рукавный лабиринт, водный тест Морриса и условно-рефлекторное замирание) // *Тезисы Междунар. совещания териологического общества*. М., 2003. С. 264.
- Плескачева и др. 2003б — *Плескачева М. Г., Купцов П. А., Смирнова А. А., Багоцкая М. С., Липп Х.-П.* Обучение серых ворон (*Corvus cornix* L.) в «гигантском» 8-рукавном радиальном лабиринте // *Журн. высш. нерв. деят.* 2003. Т. 53. № 6. С. 808—811.
- Плескачева и др. 2011 — *Плескачева М. Г., Лучкина О. С., Купцов П. А., Огурцов С. В., Лебедев И. В., Малыгин В. М.* Методы оценки начальной ориентации и поведения на старте у мелких млекопитающих при

- ближнем хоминге // Труды Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского. 2011. Т. 5. С. 232—238.
- Плескачева, Зорина 2012 — *Плескачева М. Г., Зорина З. А.* Решение теста Ревеша-Крушинского животными разных систематических групп // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. 2012. 48 (6). С. 597—612.
- Полетаева 1999 — *Полетаева И. И.* Л. В. Крушинский и собаки Павлова // Природа. 1999. № 8. С. 150—155.
- Полетаева, Якушин 1985 — *Полетаева И. И., Якушин С. Б.* Обучение активному избеганию у мышей с робертсоновской транслокацией хромосом // Журн. высш. нерв. деят. 1985. Т. 35. С. 588—590.
- Поляков 1958 — *Поляков Г. И.* О некоторых особенностях усложнения структуры нейронов центральной нервной системы у человека, приматов и других млекопитающих // Сов. Антропология. 1958. № 3. С. 35—56.
- Поляков 1964 — *Поляков Г. И.* Проблема происхождения рефлекторных механизмов мозга. М.: Медицина, 1964.
- Поляков 1965 — *Поляков Г. И.* О принципах нейронной организации мозга. М., Изд-во МГУ, 1965.
- Поляков 1973 — *Поляков Г. И.* Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. М.: Медицина, 1973.
- Попова и др. 1978 — *Попова Н. В., Полетаева И. И., Романова Л. Г.* Селекция мышей на большой и малый вес мозга // Докл. АН СССР. 1978. Т. 240. № 5. С. 1234—1236.
- Попова и др. 1981 — *Попова Н. В., Полетаева И. И., Романова Л. Г.* Способность к обучению и экстраполяции у мышей, селектированных на разный вес мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1981. Т. 31. № 3. С. 550—555.
- Попова и др. 1983 — *Попова Н. В., Кесарев В. С., Полетаева И. И., Романова Л. Г.* Кортикальная цитоархитектоника корковых структур у мышей, селектированных на большой и малый вес мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1983. Т. 33. С. 576—582.
- Попова и др. 1997 — *Попова Н. В., Полетаева И. И., Астаурова Н. Б.* Селекция мышей на вес мозга // Генетика. 1997. Т. 33. № 3. С. 413—416.
- Попова, Полетаева 1983а — *Попова Н. В., Полетаева И. И.* Исследование некоторых особенностей поведения мышей, селектированных на разную массу мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1983. Т. 33. № 3. С. 576—582.
- Попова, Полетаева 1983б — *Попова Н. В., Полетаева И. И.* Способность к решению экстраполяционной задачи у мышей, селектированных на большой и малый вес мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1983. Т. 33. № 2. С. 370—372.
- Попова, Полетаева 1985 — *Попова Н. В., Полетаева И. И.* Выработка условной оборонительной реакции у мышей, различающихся по весу мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1985. Т. 35. № 1. С. 170—172.
- Прибрам 1982 — *Прибрам К. Г.* Центральные процессы формирования образов, обработки информации и эпизодических «озарений» // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 348—371.
- Пригожин, Стенгерс 2000 — *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса. М.: УРСС. 2000.

- Протасов 1983 — *Протасов В. А.* Экологические особенности высшей нервной деятельности дельфинов // Журн. общ. Биологии. 1983. Т. 44. № 4. С. 501—512.
- Протопопов 1950 — *Протопопов В. П.* Процессы отвлечения и обобщения (абстракции) у животных и человека // Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте. Киев: Медгиз УССР, 1950. С. 157—176.
- Пшеничникова и др. 2012 — *Пшеничникова О. С., Шахпаронов В. В., Плескачев М. Г.* Особенности начальной ориентации и поведения на старте у европейской рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* // Тезисы 5-й Всерос. конф. по поведению животных. М., 2012. С. 158.
- Рабинович 1975 — *Рабинович М. Я.* Замыкательная функция мозга (нейронные механизмы). М.: Медицина, 1975.
- Раевский и др. 1995 — *Раевский К. С., Башкатова В. Г., Кудрин В. С., Маликова Л. А., Косачева Е. С., Вицкова Г. Ю., Семюхина А. Ф., Федотова И. Б.* Содержание нейромедиаторных аминокислот и продуктов перекисного окисления липидов в мозге крыс, генетически предрасположенных к аудиогенным судорогам // Нейрохимия. 1995. Т. 12. № 4. С. 47—55.
- Рамбо, Биран 2000 — *Рамбо Д. М., Биран М. Д.* Интеллект и языковые способности приматов // Иностр. психология. 2000. №13. С. 29—40.
- Резанов 2000 — *Резанов А. Г.* Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Школа, 2000.
- Резникова 2005 — *Резникова Ж. И.* Интеллект и язык животных и человека: Основы когнитивной этологии. М.: ИКЦ Академкнига, 2005.
- Резникова 2009 — *Резникова Ж. И.* Когнитивное поведение животных, его адаптационная функция и закономерности формирования // Вестник НГУ. Сер. «Психология». 2009. Т. 3. Вып. 2. С. 53—68.
- Резникова, Пантелеева 2011 — *Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н.,* «Культура у животных»: факторы наследственности // Наука в России. 2011. 6. С. 26—34.
- Репина 2010 — *Репина Н. А.* Особенности цитоархитектонической межполушарной асимметрии высших центров обработки информации у птиц // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Оренбург. 30 апреля — 6 мая 2010. С. 265—266.
- Рогинский 1948 — *Розинский Г. З.* Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л.: Наука, 1948.
- Родионов и др. 1988 — *Родионов И. М., Ярыгин В. Н., Мухаммедов А. А.* Иммунологическая и химическая десимпатизация. М.: Наука, 1988.
- Романовский и др. 1984 — *Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С.* Математическая биофизика. М.: Наука, 1984.
- Рубин 1987 — *Рубин А. Б.* Биофизика. Кн. 1: Теоретическая биофизика. М.: Высшая школа, 1987.
- Салимов и др. 2003а — *Салимов Р. М., Маркина Н. В., Перепелкина О. В. и др.* Корреляции веса мозга и изменений поведения в ответ на введение этанола у лабораторной мыши // Генетика. 2003. Т. 39. № 6. С. 826—830.

- Салимов и др. 2003б — Салимов Р. М., Маркина Н. В., Перепелкина О. В., Майский А. И., Полетаева И. И. Быстрая толерантность к этанолу и высокое добровольное потребление алкоголя у мышей, селекционированных на вес мозга // Журн. высш. нерв. деят. 2003. Т. 53. С. 100—106.
- Салимов, Полетаева 1992 — Салимов Р. М., Полетаева И. И. Факторный анализ организации поведения мышей // Журн. высш. нерв. деят. 1992. Т. 42. № 2. С. 314—324.
- Самойленкова и др. 2007 — Самойленкова Н. С., Гаврилова С. А., Кошелев В. Б. Защитный эффект гипоксического и ишемического preconditionирования при локальной ишемии мозга крыс // Докл. АН РАН. 2007. Т. 414. № 2. С. 283—285.
- Самойленкова и др. 2008 — Самойленкова Н. С., Гаврилова С. А., Кошелев В. Б. Нейропротекторный и ангиопротекторный эффекты ишемического/гипоксического preconditionирования мозга // Регионарное кровообращение и микроциркуляция. 2008. № 1 (25). С. 82—92.
- Самойлов и др. 2001 — Самойлов М. О., Лазаревич Е. В., Семенов Д. Г., Мокрушин А. А., Тюлькова Е. И., Романовский Д. Ю., Милякова Е. А., Дудкин К. Н. Адаптивные эффекты гипоксического preconditionирования нейронов мозга // Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 2001. Т. 87. № 6. С. 714—729.
- Сахаров 1970 — Сахаров Д. А. Основания к построению системы нервных клеток // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31. С. 449—457.
- Сахаров 1983 — Сахаров Д. А. Организация гетерогенных нейронных систем // XIV съезд Всесоюзного физиологического общества. Тезисы докл. Л., 1983. Т. 1. С. 175—177.
- Сахаров 1984 — Сахаров Д. А. Наука о мозге — нейробиология // Актуальные проблемы биологической науки. М.: Просвещение, 1984. С. 86—100. (<http://sukharev.lib.ru/Sakharov/Neurobiology.htm>)
- Сахаров 1985 — Сахаров Д. А. Синаптическая и бессинаптическая модели нейронной системы // Простые нервные системы. Ч. 2. Казань, 1985. С. 78—80.
- Сахаров 1990 — Сахаров Д. А. Множественность нейротрансмиттеров: функциональное значение // Журн. эвол. биохим. физиол. 1990. Т. 26. № 5. С. 733—741.
- Сахаров 2004 — Сахаров Д. А. Уроки малых сетей // Доклад на семинаре «Мозг» (24 апреля 2008) (http://www.scorcher.ru/neuro/science/data/little_nets.php)
- Сахаров 2008 — Сахаров Д. А. Механизм принятия решения // Докл. на междисциплинарном семинаре по биологии развития (ИБР РАН 24 апреля 2008) и дискуссия на форуме Neuroscience.ru. (<http://www.neuroscience.ru/showthread.php?2213-Семинар-quot-МЕХАНИЗМ-ПРИНЯТИЯ-РЕШЕНИЙ-quot>)
- Сахаров 2010 — Сахаров Д. А. Механизмы внесения упорядоченности в выходную активность нейронных ансамблей // Актуальные вопросы нейробиологии, нейроинформатики и когнитивных исследований. М.: НИЯУ МИФИ, 2010. С. 7—28.

- Сахаров 2011 — *Сахаров Д. А.* Биология мозга накануне смены парадигм // Когнитивная наука в Москве: новые исследования. М.: Буки-Веди, 2011. С. 220—224.
- Сахаров, Каботянский 1986 — *Сахаров Д. А., Каботянский Е. А.* Интеграция поведения крылоногого моллюска дофамином и серотонином // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 2. С. 234—244.
- Северцов 1922 — *Северцов А. Н.* Эволюция и психика. М.: М. и С. Сабашниковы, 1922.
- Семиохина 1969 — *Семиохина А. Ф.* О корково-подкорковых взаимоотношениях при распространяющейся депрессии неокортекса // Журн. высш. нерв. деят. 1969. Т. 9. № 1. С. 143—149.
- Семиохина 2006 — *Семиохина А. Ф.* Научное творчество Л.В. Крушинского // Записки московского биолога: Загадки поведения животных. Л. В. Крушинский. М.: Языки славянских культур. 2006. С. 245—269.
- Семиохина и др. 2006 — *Семиохина А. Ф., Федотова И. Б., Полетаева И. И.* Крысы линии Крушинского-Молодкиной: исследования аудиогенной эпилепсии, сосудистой патологии и поведения // Журн. высш. нерв. деят. 2006. Т. 56. № 2. С. 249—267.
- Семиохина, Забелин 1974 — *Семиохина А. Ф., Забелин С. И.* Зависимость способности к экстраполяции от уровня возбудимости мозга // Журн. высш. нерв. деят. 1979. 29 (2). С. 88—93.
- Сергиенко 2005 — *Сергиенко Е. А.* Модель психического (theory of mind) как ментальный механизм становления субъектности. Субъект, личность, психология человеческого бытия / Под ред. В. В. Знакова, З. И. Рябикиной. М.: Ин-т психологии РАН, 2005. С. 113—146.
- Сергиенко 2006 — *Сергиенко Е. А.* Раннее когнитивное развитие. Новый взгляд. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2006.
- Сергиенко и др. 2009 — *Сергиенко Е. А., Лебедева Е. И., Прусакова О. А.* Модель психического в онтогенезе человека. М.: Институт психологии РАН, 2009.
- Сеченов 1935 — *Сеченов И. М.* Элементы мысли. СПб.: Питер, 2001.
- Симонов 1985 — *Симонов П. В.* Неосознаваемое психическое: подсознание и сверхсознание // Кибернетика живого. Человек в разных аспектах. М.: Наука, 1985. С. 107—121.
- Сиротинин 1964 — *Сиротинин Н. Н.* Влияние адаптации к гипоксии и акклиматизации к высокогорному климату на устойчивость животных к некоторым экстремальным воздействиям // Патол. физиол. и экспер. терапия. 1964. Т. 8. № 5. С. 12—15.
- Смирнов 1952 — *Смирнов Г. Д.* О материалистическом понимании основ поведения животных (По поводу сборника трудов конференции английского Общества экспериментальной биологии «Физиологические механизмы в поведении животных») // Журн. высш. нерв. деят. 1952. Т. 2. Вып. 1. С. 133—150.
- Смирнова 2011 — *Смирнова А. А.* О способности птиц к символизации // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 7. С. 803—810.

- Смирнова и др. 1998 — Смирнова А. А., Лазарева О. Ф., Зорина З. А. Обучение серых ворон (*Corvus cornix* L.) отвлеченному правилу выбора по соответствию/несоответствию с образцом // Журн. высш. нерв. деят. 1998. Т. 48. № 5. С. 855—867.
- Смирнова и др. 2002 — Смирнова А. А., Лазарева О. Ф., Зорина З. А. Исследование способности серых ворон к элементам символизации // Журн. высш. нерв. деят. 2002. Т. 52. № 2. С. 241—254.
- Смирнова, Обозова 2012 — Смирнова А. А., Обозова Т. А. Символизация у птиц: серая ворона и попугай способны установить симметричность эквивалентных отношений // Материалы X Междунар. конф. «Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии». 17—21 сент. 2012 г. Якорная Щель. 2012. С. 237—240.
- Сорокин и др. 2004 — Сорокин А. Я., Кудрин В. С., Клодт П. М., Полетаева И. И. и др. Межлинейные различия в эффектах амфетамина и раклоприда на активность дофаминергической системы в дорзальном стриатуме крыс линии КМ и Вистар (микродиализное исследование) // Генетика. 2004. Т. 40. № 6. С. 846—849.
- Сурина 2011 — Сурина Н. М. Физиолого-генетическое исследование предрасположенности к каталепсии: Дис. ... канд. биол. наук. 2011.
- Сурина и др. 2010 — Сурина Н. М., Федотова И. Б., Куликов А. В. и др. «Щипковая» каталепсия у крыс нескольких генетических групп с различной степенью предрасположенности к аудиогенной эпилепсии // Журн. высш. нерв. деят. 2010. Т. 60. № 2. С. 267—274.
- Сурина и др. 2011 — Сурина Н. М., Калинина Т. С., Волкова А. В., Маликова Л. А., Полетаева И. И., Раевский К. С., Федотова И. Б. Тревожность и предрасположенность к каталепсии у крыс разных генотипов // Бюлл. экспер. биол. мед. 2011. Т. 151. № 1. С. 55—58.
- Счастный 1972 — Счастный А. И. Сложные формы поведения антропоидов. Физиологическое изучение «произвольной» деятельности шимпанзе. Л.: Наука, 1972.
- Тинберген 1970а — Тинберген Н. Любознательные натуралисты // Природа. 1970. № 12. С. 65—75.
- Тинберген 1970б — Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М.: Мир, 1970.
- Тинберген 1978 — Тинберген Н. Поведение животных. М.: Мир, 1978.
- Толмен 1932 — Толмен Э. Целенаправленное поведение у животных и человека. М., 1932.
- Томаселло 2011 — Томаселло М. Истоки человеческого общения / Пер. с англ. М.: Языки славянских культур, 2011.
- Тринчер 1965 — Тринчер К. С. Биология и информация. М.: Наука, 1965.
- Фабри 1967 — Фабри К. Э. О некоторых основных вопросах этологии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 1967. Отдел Биологии. Т. LXXII (5). С. 138—145.
- Фабри 1980 — Фабри К. Э. Орудийные действия животных. М.: Знание, 1980.
- Фадюкова и др. 2005 — Фадюкова О. Е., Кузенков В. С., Реутов В. П., Крушинский А. Л., Буравков С. В., Кошелев В. Б. Антистрессорное и ангиопротек-

- торное действие оксида азота на крыс линии Крушинского-Молодкиной, предрасположенных к аудиогенной эпилепсии // Росс. физиол. журн. 2005. Т. 91. № 1. С. 89—96.
- Федоров и др. 1973 — *Федоров В. К., Дыбан А. П., Баранов В. С., Удалова Л. Д., Дмитриев Ю. С.* Изучение репродуктивной функции и высшей нервной деятельности у мышей с трисомией по хромосоме Т6. Физиол. журнал СССР. 1973. Т. 59. № 5. С. 704—711.
- Федотова и др. 1988 — *Федотова И. Б., Семиохина А. Ф., Архипова Г. В., Ни-
кашин А. В., Бурлакова Е. Б.* Различия в составе липидов головного моз-
га крыс КМ при аудиогенном судорожном припадке и миоклонусе // Журн. высш. нерв. деят. 1988. Т. 38. № 3. С. 374—378.
- Федотова и др. 1996а — *Федотова И. Б., Семиохина А. Ф., Косачева Е. С. и др.* Влияние ламотриджина и карбамазепина на развитие аудиогенной су-
дорожной реакции у крыс линии Крушинского-Молодкиной // Эксп. и
клин. фарм. 1996. Т. 59. № 6. С. 6—9.
- Федотова и др. 1996б — *Федотова И. Б., Семиохина А. Ф., Флэсс Д. А., Архи-
пова Г. В.* Влияние дифенина, вальпроата и пентобарбитала на развитие
эпилептиформного судорожного припадка у крыс линии Крушинского-
Молодкиной // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. № 6. С. 1104—1108.
- Федотова и др. 2005 — *Федотова И. Б., Костына И. Б., Полетаева И. И., Кол-
паков В. Г., Барыкина Н. Н., Аксенович Т. И.* Генетический анализ пред-
расположенности к аудиогенным судорожным припадкам у крыс линии
Крушинского-Молодкиной // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1487—1494.
- Федотова и др. 2008 — *Федотова И. Б., Сурина Н. М., Маликова Л. А., Раев-
ский К. С., Полетаева И. И.* Исследование изменений мышечного тону-
са (катаlepsии), наступающих у крыс после аудиогенного судорожного
припадка // Журн. высш. нерв. деят. 2008. Т. 58. № 5. С. 620—627.
- Филиппова 2011 — *Филиппова Г. Г.* Зоопсихология и сравнительная психоло-
гия. 2-е изд. М.: Academia, 2011.
- Фирсов 1972 — *Фирсов Л. А.* Память у антропоидов: Физиологический ана-
лиз. Л.: Наука, 1972.
- Фирсов 1977, 2010 — *Фирсов Л. А.* Поведение антропоидов в природных усло-
виях. Л.: Наука, 1977; 2е изд. М.: URSS, 2010.
- Фирсов 1987 — *Фирсов Л. А.* Высшая нервная деятельность человекообраз-
ных обезьян и проблема антропогенеза // Руководство по физиологии.
Физиология поведения: Нейробиологические закономерности. Л.: На-
ука, 1987. С. 639—711.
- Фирсов 1993 — *Фирсов Л. А.* По следам Маугли // Язык в океане языков. Но-
восибирск: Сиб. хронограф, 1993. С. 44—59.
- Фирсов 2006 — *Фирсов Л. А. Л. В. Крушинский* — выдающийся ученый-
биолог // Записки московского биолога: Загадки поведения животных.
Л. В. Крушинский. М.: Языки славянских культур, 2006.
- Фирсов 2007 — *Фирсов Л. А.* По ухабистым дорогам науки. Записки примато-
лога. СПб., 2007.

- Фирсов и др. 1979 — *Фирсов Л. А., Воронова М. Л., Заркешев Э. Г., Левкович Ю. И., Мордвинов Е. Ф., Никитин В. С., Чиженков А. М.* Механизмы условнорефлекторного и отсроченного поведения у обезьян. Л., 1979.
- Фирсов, Чиженков 2003 — *Фирсов Л. А., Чиженков А. М.* Очерки физиологической психологии. СПб.: Астер-Х, 2003.
- Фирсов, Чиженков 2004 — *Фирсов Л. А., Чиженков А. М.* Эволюция интеллекта присущ ли разум животным? СПб.: Астер-Х, 2004.
- Флёсс 1974 — *Флёсс Д. А.* Экспериментальный и фармакологический анализ механизмов реакции экстраполяции // Биологическая и медицинская кибернетика. Ч. 2. Физиологическая кибернетика. М.; Л.: Наука, 1974. С. 164—171.
- Флёсс и др. 1978 — *Флёсс Д. А., Начаркин Ю. И., Сотская М. Н., Карась А. Я., Паленов Ю. И., Мычко Е. М., Мешик В. А., Дудолова Л. А.* Выработка и многократные переделки рефлекса на взаимное расположение раздражителей у волков, собак и шакала // II съезд Всесоюз. териол. общ-ва: Тезисы докл. М., 1978. С. 238.
- Флёсс, Очинская 1982 — *Флёсс Д. А., Очинская Е. И.* О способности собак, кошек, крыс и дельфинов ориентироваться по движению и взаимному расположению объектов // Тез. докл. III съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Т. 2. Млекопитающие СССР. М., 1982. С. 188—189.
- Флёсс, Салимов 1974 — *Флёсс Д. А., Салимов Р. М.* Анализ предсудорожной фазы двигательного возбуждения у крыс с аудиогенными судорогами // Бюлл. эксп. биол. мед. 1974. Т. 78. № 9. С. 31—33.
- Фосси 1990 — *Фосси Д.* Гориллы в тумане. М.: Мир, 1990.
- Фресс, Пиаже 1978 — *Фресс П., Пиаже Ж.* Экспериментальная психология. М.: Прогресс, 1978.
- Хайнд 1975 — *Хайнд Р.* Поведение животных. М.: Мир, 1975.
- Хакен 1991 — *Хакен Г.* Информация и самоорганизация. М.: Мир, 1991.
- Хватов 2009 — *Хватов И. А.* «Образ Я» и «Я-концепция» человека в контексте эволюции психического отражения // Мир психологии. 2009. Т. 4. № 60. С. 164—173.
- Хватов 2010 — *Хватов И. А.* Эмпирическое исследование проблемы филогенетических предпосылок становления самосознания // Знание. Понимание. Умение. 2010. № 2.
- Хейнрих 1994 — *Хейнрих Б.* Ворон зимой / Пер. с англ. М.: Мир, 1994.
- Хильченко 1950 — *Хильченко А. Е.* Образование условной реакции на относительные признаки у собак // Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте. Киев: Госмедиздат УССР. 1950. С. 177—213.
- Худоерков и др. 2009 — *Худоерков Р. М., Самойленкова Н. С., Гаврилова С. А., Пирогов Ю. А., Кошелев В. Б.* Прекондиционирование как метод нейропротекции при моделировании инфаркта мозга // Анналы неврологии. 2009. Т. 3. № 2. С. 26—30.
- Цукеркандль, Полинг 1964 — *Цукеркандль Э., Полинг Л.* Молекулярные болезни, эволюция и генная разнородность. В кн.: Горизонты биохимии. М., 1964. С. 148—173.

- Цыганов 2004 — *Цыганов В. В., Воронцов Д. Д., Сахаров Д. А.* Фазовая координация локомоции и дыхания у моллюска *Lymnaea*: Трансмиттер-специфические модификации // Докл. РАН. 2004. Т. 395. С. 103—105.
- Чернавский 2004 — *Чернавский Д. С.* Синергетика и информация. М.: УРСС, 2004.
- Черниговская 2006 — *Черниговская Т. В.* Экспериментальная лингвистика наступившего века и когнитивная наука как синтез гуманитарного и естественнонаучного знания // Филология. Русский язык. Образование: Сб. статей, посвящ. юбилею проф. Л. А. Вербицкой. СПб.: Изд-во СПбГУ, Филол. факт, 2006. С. 214—230.
- Чистопольский, Сахаров 2007 — *Чистопольский И. А., Сахаров Д. А.* Изолированный нейрон как биосенсор, реагирующий на высвобождение нейроактивных веществ // Рос. физиол. журн. 2007. Т. 93. С. 1210—1213.
- Шаллер 1968 — *Шаллер Дж.* Год под знаком гориллы. М.: Мир, 1968.
- Шевченко 1971 — *Шевченко Ю. Г.* Эволюция коры мозга приматов и человека. М.: Изд-во МГУ, 1971.
- Шмальгаузен 1968 — *Шмальгаузен И. И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968.
- Шовен 1972 — *Шовен Р.* Поведение животных. М.: Мир, 1972.
- Шредингер 1947 — *Шредингер Э.* Что такое жизнь с точки зрения физики. Л., 1947.
- Штодин 1947 — *Штодин М. П.* Материалы к вопросу о высшей нервной деятельности человекообразных обезьян (шимпанзе) // Труды Ин-та эволюц. физиол. и патологии ВНД им. И. П. Павлова. Л.: Изд. АН СССР, 1947. Т. 11. С. 171—183.
- Шустин 1980 — *Шустин Н. А.* Системная деятельность мозга. (Экспериментальное исследование). Л.: Наука, 1980.
- Эбелинг и др. 2001 — *Эбелинг В., Энгель А., Файстель Р.* Физика процессов эволюции. М.: УРСС, 2001.
- Юдин, Фирсова 2002 — *Юдин К. А., Фирсова Л. В.* Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства *Larinae* // Фауна России и сопредельных стран. Птицы. СПб.: Наука, 2002. Т. II. Вып. 2.
- Agnati et al. (eds) 2000 — *Agnati L. F., Fuxe K., Nicholson C., Sykova E.* (eds). Volume Transmission Revisited. // Progress in Brain Research. 2000. V. 125.
- Agnati et al. 2010 — *Agnati L. F., Guidolin D., Guescini M., Genedani S., Fuxe K.* Understanding wiring and volume transmission // Brain Res Rev. 2010. V. 64. № 1. P. 137—159.
- Aguilar et al. 2002 — *Aguilar R., Escorihuela R. M., Gil L., Tobeña A., Fernández-Teruel A.* Differences Between Two Psychogenetically Selected Lines of Rats in a Swimming Pool Matching-To-Place Task: Long-Term Effects of Infantile Stimulation // Behav. Genet. 2002. V. 32. № 2. P. 127—134.
- Akbar et al. 1998 — *Akbar M. T., Rattray M., Williams R. J., Chong N. W., Meldrum B. S.* Reduction of GABA and glutamate transporter messenger RNAs in

- the severe-seizure genetically epilepsy-prone rat // *Neurosci.* 1998. V. 85. № 4. P. 1235—1251.
- Akirav et al. 2004 — Akirav I., Kozenicky M., Tal D., Sandi C., Venero C., Richter-Levin G. A facilitative role for corticosterone in the acquisition of a spatial task under moderate stress // *Learn. Mem.* 2004. V. 11. P. 188—195.
- Albiach-Serrano et al. 2010 — *Albiach-Serrano A., Call J., Barth J.* Great Apes Track Hidden Objects After Changes in the Objects' Position and in Subject's Orientation // *American Journal of Primatology.* 2010. V. 72. P. 349—359.
- Aleisa et al. 2006 — *Aleisa A. M., Alzoubi K. H., Gerges N. Z., Alkadhi K. A.* Nicotine blocks stress-induced impairment of spatial memory and long-term potentiation of the hippocampal CA1 region // *Int. J. Neuropsychopharmacol.* 2006. V. 9. № 4. P. 417—426.
- Allen, Bekoff 1997 — *Allen C., Bekoff M.* Species of Mind: The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology. Cambridge (MA): MIT Press, 1997.
- Alt et al. 1984 — *Alt G. L., Beecham J. J.* Reintroduction of orphaned black bear cubs into the wild // *Wild Life Soc. Bull.* 1984. 12 (2). P. 169—174.
- Altinbilek et al. 1993 — *Altinbilek B., Manahan-Vaughan D.* A specific role for group II metabotropic glutamate receptors in hippocampal long-term depression and spatial memory // *Neurosci.* 2009. V. 158. № 1. P. 149—158.
- Altmann 1962 — *Altmann S. A.* A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta* // *Annals of the New York Academy of Sciences.* 1962. V. 102. P. 338—435.
- Amsel 1993 — *Amsel A.* Hippocampal function in the rat: cognitive mapping or vicarious trial and error? // *Hippocampus.* 1993. V. 3. № 3. P. 251—256. Review.
- An, Xue 2009 — *An P., Xue Y. X.* Effects of preconditioning on tight junction and cell adhesion of cerebral endothelial cells // *Brain Res.* 2009. V. 1272. P. 81—88.
- Anderson 1993 — *Anderson B.* Evidence from the rat for a general factor that underlies cognitive performance and that relates to brain size and intelligence? // *Neurosci. Lett.* 1993. V. 153. P. 98—102.
- Animal mind... 1982 — *Animal mind — human mind: Report of the Dahlem Workshop on Animal Mind — Human Mind, Berlin 1981* / Ed. by D. R. Griffin. Berlin: Springer-Verlag, 1982. P. 113—130.
- Ardehali, O'Rourke 2005 — *Ardehali H., O'Rourke B.* Mitochondrial K_{ATP} channels in cell survival and death // *J. Mol. Cell Cardiol.* 2005. V. 39. № 1. P. 7—16.
- Arshavsky et al. 1985 — *Arshavsky Y. I., Beloozerova I. N., Orlovsky G. N., Panchin Yu. V., Pavlova G. A.* Control of locomotion in marine mollusc *Clio lineata*. III. On the origin of locomotory rhythm // *Exp. Brain Res.* 1985. V. 58. P. 273—284.
- Auersperg et al. 2009 — *Auersperg A. M. I., Gajdon G. K., Huber L.* Kea (*Nestor notabilis*) consider spatial relationships between objects in the support problem // *Biology Letters.* 2009. V. 5. P. 455—458.
- Auersperg et al. 2012 — *Auersperg A. M. I., Szabo B., von Bayern A., Kacelnik A.* Spontaneous innovation in tool manufacture and use in a Goffin's cockatoo // *Current Biology*, November 6. 2012. 22 (21). R903.
- Augustsson et al. 2005 — *Augustsson H., Dahlborn K., B. J. Meyerson.* Exploration and risk assessment in female wild house mice (*Mus musculus musculus*) and two laboratory strains // *Physiol. Behav.* 2005. V. 84. P. 265—277.

- Bagri et al. 1989 — *Bagri A., Tomaz C., Brandao M. L., Carrive P.* Increased susceptibility of detelencephalated rats to audiogenic seizures induced by microinjection of bicuculline into the *inferior colliculus* // *Braz. J. Med. Biol. Res.* 1989. V. 22. P. 1361—1370.
- Bagri et al. 1991 — *Bagri A., Sandner G., Di Scala G.* Wild running and switchoff behavior elicited by electrical stimulation of the inferior colliculus: effect of anticonvulsant drugs // *Pharmacol. Biochem. Behav.* 1991. V. 39. P. 683—688.
- Bakhit et al. 1982 — *Bakhit C., Shenoy A. K., Swinyard E. A., Gibb J. W.* Altered neurochemical parameters in the brains of mice (Frings) susceptible to audiogenic seizures // *Brain Res.* 1982. V. 244. № 1. P. 45—52.
- Balda, Kamil 1988 — *Balda R. P., Kamil A. C.* The spatial memory of Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*) in an analog of the radial-arm maze // *Anim. Learn. Behav.* 1988. V. 16. P. 116—122.
- Balogh, Wehner 2003 — *Balogh S. A., Wehner J. M.* Inbred mouse strain differences in the establishment of long term fear memory differences // *Behav. Brain Res.* 2003. 140 (1—2). P. 97—106.
- Bangasser, Shors 2010 — *Bangasser D. A., Shors T. J.* Critical brain circuits at the intersection between stress and learning // *Neurosc. Biobeh. Rev.* 2010. 34 (8). P. 1223—1233.
- Banko et al. 1997 — *Banko M. L., Allen K. M., Dolina S., Neumann P. E., Seyfried T. N.* Genomic imprinting and audiogenic seizures in mice // *Behav. Genet.* 1997. V. 27. № 5. P. 465—475.
- Bannerman et al. 1999 — *Bannerman D. M., Yee B. K., Good M. A., Heupel M. J., Iversen S. D., Rawlins J. N.* Double dissociation of function within the hippocampus: a comparison of dorsal, ventral, and complete hippocampal cytotoxic lesions // *Behav. Neurosci.* 1999. V. 113. № 6. P. 1170—1188.
- Bannerman et al. 2004 — *Bannerman D. M., Rawlins J. N., McHugh S. B., Deacon R. M., Yee B. K., Bast T., Zhang W. N., Pothuizen H. H., Feldon J.* Regional dissociations within the hippocampus—memory and anxiety // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2004. V. 28. № 3. P. 273—283.
- Barry, Commins 2009 — *Commins S.* Imaging spatial learning in the brain using immediate early genes: insights, opportunities and limitations // *Rev. Neurosci.* 2011. V. 22. № 2. P. 131—142.
- Barth, Call 2006 — *Barth J., Call J.* Tracking the displacement of objects: a series of tasks with great apes (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo pygmaeus*) and young children (*Homo sapiens*) // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 2006. V. 32. № 3. P. 239—252.
- Bast 2007 — *Bast T.* Toward an integrative perspective on hippocampal function: from the rapid encoding of experience to adaptive behavior // *Rev. Neurosci.* 2007. 18 (3—4) P. 253—281.
- Bast et al. 2009 — *Bast T., Wilson I. A., Witter M. P., Morris R. G.* From rapid place learning to behavioral performance: a key role for the intermediate hippocampus // *PLoS. Biol.* 2009. 7 (4). P. e1000089.
- Becker et al. 2008 — *Becker A. J., Pitsch J., Sochivko D., Opitz T., Staniek M., Chen C. C., Campbell K. P., Schoch S., Yaari Y., Beck H.* Transcriptional upregu-

- lation of Cav3.2 mediates epileptogenesis in the pilocarpine model of epilepsy // *J. Neurosci.* 2008. V. 28. № 49. P. 13341—13353.
- Ben-Abdallah et al. 2011 — *Ben Abdallah N. M., Fuss J., Trusel M., Galsworthy M. J., Bobsin K., Colacicco G., Deacon R. M., Riva M. A., Kellendonk C., Sprengel R., Lipp H. P., Gass P.* The puzzle box as a simple and efficient behavioral test for exploring impairments of general cognition and executive functions in mouse models of schizophrenia // *Exp Neurol.* 2011. Jan; 227(1). P. 42—52.
- Benson-Amram et al. 2011 — *Benson-Amram S., Heinen V., Dryer S., Holekamp K.* Numerical assessment and individual call discrimination by wild spotted hyaenas, *Crocuta crocuta* // *Animal Behaviour.* 2011. V. 82 (4). P. 743—752.
- Beran et al. 2005 — *Beran M. J., Beran M. M., Menzel C. R.* Spatial memory and monitoring of hidden items through spatial displacements by chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *J. Comp Psychol.* 2005. V. 119. № 1. P. 14—22.
- Berridge 2008 — *Berridge C. W.* Noradrenergic modulation of arousal // *Brain Res Rev.* 2008. Jun; 58(1). P. 1—17.
- Berridge, Waterhouse 2003 — *Berridge C. W., Waterhouse B. D.* The locus coeruleus-noradrenergic system: modulation of behavioral state and state-dependent cognitive processes // *Brain Res Brain Res Rev.* 2003. Apr; 42(1). P. 33—84. Review.
- Bhuiyan, Kim 2010 — *Bhuiyan M. I. H., Kim Y. J.* Mechanisms and prospects of ischemic tolerance induced by cerebral preconditioning // *Int. Neurol. J.* 2010. V. 14. P. 203—212.
- Bird, Emery 2009 — *Bird C. D., Emery N. J.* Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm // *Curr. Biol.* 2009. V. 19. № 16. P. 1410—1414.
- Biro, Matsuzawa 2001 — *Biro D., Matsuzawa T.* Use of numerical symbols by the chimpanzee (*Pan troglodytes*): Cardinals, ordinals, and the introduction of zero // *Animal Cognition.* 2001. V. 4. P. 193—199.
- Bitterman 1960 — *Bitterman M. E.* Toward a comparative psychology of learning // *American Psychologist.* 1960. 15. P. 704—712.
- Bitterman 1965 — *Bitterman M. E.* The evolution of intelligence // *Sci. Amer.* 1965. V. 212. № 1. P. 92—100.
- Bluff et al. 2007 — *Bluff L. A., Weir A. A. S., Rutz Ch., Wimpenny J. H., Kacelnik A.* Tool-related Cognition in New Caledonian Crows // *Tool-related Cognition.* 2007. V. 2. P. 1—25.
- Bluff et al. 2010 — *Bluff L. A., Troschianco J., Weir A. A. S., Kacelnik A., Rutz C.* Tool use by wild New Caledonian crows *Corvus moneduloides* at natural foraging sites // *Proc. R. Soc.* 2010. V. 277. P. 1377—1385.
- Boake et al. 2002 — *Boake C. R., Arnold S. J., Breden F., Meffert L. M., Ritchie M. G., Taylor B. J., Wolf J. B., Moore A. J.* Genetic tools for studying adaptation and the evolution of behavior // *Am Nat.* 2002. Dec; 160 Suppl 6: S143—59.
- Boire 1989 — *Boire D.* Comparison quantitative de l'encephale de ces grandes subdivisions et de relais visuels, trijumeaux et acoustiques chez 28 especes d'oiseaux. PhD diss. Universite de Montreal, Canada.
- Bond et al. 2007 — *Bond A. B., Kamil A. C., Balda R. P.* Serial reversal learning and the evolution of behavioral flexibility in three species of North American corvids

- (*Gymnorhinus cyanocephalus*, *Nucifraga columbiana*, *Aphelocoma californica*) // J. of Comp. Psychol. 2007. V. 121. P. 372—379.
- Booker et al. 1986 — *Booker J. G., Dailey J. W., Jobe P. C., Lane J. D.* Cerebral cortical GABA and benzodiazepine binding sites in genetically seizure prone rats // Life Sci. 1986. V. 39. № 9. P. 799—806.
- Bourgeois et al. 2012 — *Bourgeois J. P., Meas-Yeadid V., Lesourd A. M., Faure P., Pons S., Maskos U., Changeux J. P., Olivo-Marin J. C., Granon S.* Modulation of the mouse prefrontal cortex activation by neuronal nicotinic receptors during novelty exploration but not by exploration of a familiar environment // Cereb Cortex. 2012. 22 (5). P. 1007—1015.
- Bovet et al. 2005 — *Bovet D., Vauclair J., Blaye A.* Categorization and abstraction abilities in 3-year-old children: a comparison with monkey data // Anim. Cogn. 2005. № 8. P. 53—59.
- Bovet, Vauclair 2001 — *Bovet D., Vauclair J.* Judgment of conceptual identity in monkeys // Psychonomic Bulletin & Reviews. 2001. V. 8. P. 470—475.
- Boysen 1993 — *Boysen S. T.* Counting in chimpanzees: Nonhuman principles and emergent properties of number // *Boysen S. T., Capaldi E. J.* (eds). The Development of Numerical Competence: Animal and Human Models. Hillsdale (NJ): Lawrence Erlbaum Ass., 1993. P. 39—61.
- Boysen et al. 1996 — *Boysen S. T., Berntson G. G., Hannan M. B., Cacioppo J.* Quantity-based interference and symbolic representations in chimpanzees (*Pan troglodytes*) // Exp. Psychol.: Anim. Behav. Process. 1996. V. 22. № 1. P. 76—86.
- Boysen, Berntson 1989 — *Boysen S. T., Berntson G. G.* Numerical competence in a chimpanzee (*Pan troglodytes*) // J. of Compar. Psychol. 1989. V. 103. № 1. P. 23—31.
- Boysen, Capaldi (eds) 1993 — *Boysen S. T., Capaldi E. J.* (eds). The Development of Numerical Competence: Animal and Human Models. Hillsdale (NJ): Lawrence Erlbaum Ass., 1993. P. 39—61.
- Boysen, Hallberg 2000 — *Boysen S. T., Hallberg K. I.* Primate numerical competence: Contributions toward understanding nonhuman cognition // Cognitive Science. 2000. V. 24. № 3. P. 423—443.
- Brennan et al. 1997 — *Brennan T. J., Seeley W. W., Kilgard M., Schreiner C. E., Tecott L. H.* Sound-induced seizures in serotonin 5-HT_{2c} receptor mutant mice // Nat Genet. 1997. V. 16. № 4. P. 387—390.
- Brillouin 1951 — *Brillouin L.* Physical entropy and information // Appl. Phys. 1951. V. 22. № 4. P. 338—343.
- Broadbent et al. 2004 — *Broadbent N. J., Squire L. R., Clark R. E.* Spatial memory, recognition memory, and the hippocampus // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. 101 (40). P. 14515—14520.
- Brown T. 1911 — *Brown T. G.* The intrinsic factors in the act of progression in the mammal // Proc. Roy. Soc. Lond. 1991. Series B. V. 84. № 572. P. 308—319.
- Browning et al. 1999 — *Browning R. A., Wang C., Nelson D. K., Jobe P. C.* Effect of precollicular transection on audiogenic seizures in genetically epilepsy-prone rats // Exp Neurol. 1999. V. 155. № 2. P. 295—301.

- Bruin et al. 2006 — *de Bruin N. M., Fransen F., Duytschaever H., Grantham C., Megens A. A.* Attentional performance of (C57BL/6Jx129Sv)F2 mice in the five-choice serial reaction time task // *Physiol Behav.* 2006. Dec 30; 89 (5). P. 692—703. Epub 2006 Sep 20
- Bugnyar et al. 2007 — *Bugnyar T., Stowe M., Heinrich B.* The ontogeny of caching in ravens, *Corvus corax* // *Animal Behaviour.* 2007. V. 74. P. 757—767.
- Buhot et al. 2003 — *Buhot M. C., Wolff M., Benhassine N., Costet P., Hen R., Segu L.* Spatial learning in the 5-HT1B receptor knockout mouse: selective facilitation/impairment depending on the cognitive demand // *Learn. Mem.* 2003. V. 10. № 6. P. 466—477.
- Burish et al. 2004 — *Burish M. J., Kueh H. Y., Wang S. S.-H.* Brain Architecture and Social Complexity in Modern and Ancient Birds // *Brain Behav. Evol.* 2004. V. 63. P. 107—124.
- Buzsaki et al. 1990 — *Buzsáki G., Chen L. S., Gage F. H.* Spatial organization of physiological activity in the hippocampal region: relevance to memory formation // *Prog Brain Res.* 1990. 83. P. 257—268. Review
- Byrne 1998 — *Byrne R. W.* The Thinking Ape. Evolutionary Origins of Intelligence. Oxford: Oxford Univ. Press, 1998.
- Call 2000 — *Call J.* Representing space and objects in monkeys and apes // *Cognitive Science.* 2000. V. 24. P. 397—422.
- Call 2001 — *Call J.* Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*), and children (*Homo sapiens*) // *J. Comp Psychol.* 2001. V. 115. № 2. P. 159—171.
- Call 2003 — *Call J.* Spatial rotations and transpositions in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Primates.* 2003. V. 44. № 4. P. 347—357.
- Callaerts-Vegh et al. 2006 — *Callaerts-Vegh Z., Beckers T., Ball S. M., Baeyens F., Callaerts P. F., Cryan J. F., Molnar E., D'Hooge R.* Concomitant deficits in working memory and fear extinction are functionally dissociated from reduced anxiety in metabotropic glutamate receptor 7-deficient mice // *J Neurosci.* 2006. Jun 14; 26 (24). P. 6573—6582.
- Camarero et al. 2001 — *Camarero G., Avendan C., Fernandez-Moreno C., Villar A., Contreras J., Lora de Pablo F., Pichel J. G., Varela-Nieto I.* Delayed inner ear maturation and neuronal loss in postnatal Igf-1-deficient mice // *J. Neurosc.* 2001. V. 21. № 19. P. 7630—7641.
- Campbel et al. 1999 — *Campbel F. M., Heyes C. M., Goldsmith A. R.* Stimulus learning and response learning by observation in the European starling, in a two-object/two-action test // *Animal Behaviour.* 1999. V. 58. P. 151—158.
- Chakravarty, Faingold 1999 — *Chakravarty D. N., Faingold C. L.* Differential roles in the neuronal network for audiogenic seizures are observed among the inferior colliculus subnuclei and the amygdale // *Exp. Neurol.* 1999. V. 157. № 1. P. 135—141.
- Chappell, Kacelnik 2004 — *Chappell J., Kacelnik A.* Selection of tool diameter by New Caledonian crows *Corvus moneduloides* // *Animal Cognition.* 2004. V. 7. P. 121—127.

- Chausseil 1991 — *Chausseil M.* Visual same—different learning, and transfer of sameness concept by coatis (*Nasua Storr*, 1780) // *Ethology*. 1991. V. 87. P. 28—36.
- Chen et al. 2008 — *Chen M., Lu T.-J., Chen X.-J., Zhou Y., Chen Q., Feng X.-Y., Xu L., Duan W.-H., Xiong Z.-Q.* Differential Roles of NMDA Receptor Subtypes in Ischemic Neuronal Cell Death and Ischemic Tolerance // *Stroke*. 2008. V. 39. P. 3042—3048.
- Chen, Fuller 1976 — *Chen C. S., Fuller J. L.* Selection for spontaneous or priming-induced audiogenic seizure susceptibility in mice // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1976. V. 90. T. 8. P. 765—772.
- Chen, Toth 2001 — *Chen L., Toth M.* Fragile X mice develop sensory hyperreactivity to auditory stimuli // *Neurosci.* 2001. V. 103. № 4. P. 1043—1050.
- Chica et al. 2013 — *Chica A. B., Bartolomeo P., Lupiáñez J.* Two cognitive and neural systems for endogenous and exogenous spatial attention. // *Behav Brain Res*. 2013. Jan 15; 237. P. 107—123. doi: 10.1016/j.bbr.2012.09.027. Epub 2012 Sep 21. Review
- Christopher, Smith 1988 — *Christopher K. E., Smith D. W.* Protection from acoustic trauma is not a primary function of the medial olivocochlear efferent system // *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 1988. V. 4. № 4 (Dec). P. 445—465.
- Chuang 2010 — *Chuang Y. C.* Mitochondrial dysfunction and oxidative stress in seizure-induced neuronal cell death // *Acta Neurol Taiwan*. 2010. V. 19. № 1. P. 3—15.
- Clayton, Dickinson 1998 — *Clayton N. S., Dickinson A.* Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays // *Nature*. 1998. V. 395. № 6699. P. 272—274.
- Clayton, Emery 2009 — *Clayton N. S., Emery N. J.* What Do Jays Know About Other Minds and Other Times? // *Berthoz A., Christen Y.* (eds). *Neurobiology of «Umwelt»*. Springer, 2009. P. 109—123.
- Clayton, Krebs 1994 — *Clayton N. S., Krebs J. R.* Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds // *J. Comp. Physiol. A*. 1994. V. 174. P. 371—379.
- Clemmesen et al. 1988 — *Clemmesen L., Ingvar M., Hemmingsen R., Bolwig T. G.* (1988). Local cerebral glucose consumption during ethanol withdrawal in the rat: effects of single and multiple episodes and previous convulsive seizures // *Brain Res*. 1988. Vol. 453. № 1—2. (Jun 21). P. 204—214.
- Clough et al. 1997 — *Clough R. W., Eells J. B., Browning R. A., Jobe P. C.* Seizures and proto-oncogene expression of fos in the brain of adult genetically epilepsy-prone rats // *Exp Neurol*. 1997. V. 146. № 2. P. 341—353.
- Clower 1998 — *Clower W. T.* The transition from animal spirits to animal electricity: a neuroscience paradigm shift // *J. Hist. Neurosci.* 1998. V. 7. № 3. P. 201—218.
- Colacicco et al. 2002 — *Colacicco G., Welzl H., Lipp H. P., Würbel H.* Attentional set-shifting in mice: modification of a rat paradigm, and evidence for strain-dependent variation // *Behav Brain Res*. 2002. Apr 15. 132 (1). P. 95—102.
- Collier-Baker, Suddendorf 2006 — *Collier-Baker E., Suddendorf T.* Do chimpanzees (Pan troglodytes) and 2-year-old children (Homo sapiens) understand double invisible displacement? // *J. Comp Psychol.* 2006. V. 120. № 2. P. 89—97.
- Collins, Fuller 1968 — *Collins R. L., Fuller J. L.* Audiogenic seizure prone (asp): a gene affecting behavior in linkage group 8 of the mouse // *Science*. 1968. Dec 6. 162 (3858). P. 1137—1139.

- Commissaris et al. 2000 — *Commissaris R. L., Ardayfio P. A., McQueen D. A., Gilchrist G. A., 3rd, Overstreet D. H.* Conflict behavior and the effects of 8-OHDPAT treatment in rats selectively bred for differential 5-HT(1A)-induced hypothermia // *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 2000. 67 (1). P. 199—205.
- Comparative cognition 2006 — Comparative cognition. Experimental exploration of animal intelligence. Oxford: Oxford University press, 2006.
- Consroe et al. 1979 — *Consroe P., Picchioni A., Chin L.* Audiogenic seizure susceptible rats // *Fed Proc.* 1979. V. 10. P. 2411—2416.
- Cook et al. 2005 — *Cook R. G., Levison D. G., Gillet S. R., Blaisdell A. P.* Capacity and limits of associative memory in pigeons // *Psychonomic Bull. Rev.* 2005. V. 12. P. 350—358.
- Cosenza 2002—2003 — *Cosenza R. M.* Spirits, Brains and Minds. The Historical Evolution of Concepts on the Mind // *Brain & Mind. Electronic Magazine on Neuroscience*. № 16. http://www.cerebromente.org.br/n16/history/mind-history_i.html
- Cox et al. 2009 — *Cox M. M., Tucker A. M., Tang J., Talbot K., Richer D. C., Yeh L., Arnold S. E.* Neurobehavioral abnormalities in the dysbindin-1 mutant, *sandy*, on a C57BL/6J genetic background // *Genes Brain Behav.* 2009. June; 8 (4). P. 390—397.
- Crabbe et al. 1999 — *Crabbe J. C., Wahlsten D., Dudek B. C.* Genetics of mouse behavior: interactions with laboratory environment // *Science*. 1999. Jun 4. 284 (5420). P. 1670—1672.
- Cramer, Gallistel 1997 — *Cramer A. E., Gallistel C. R.* Vervet monkeys as travelling salesmen // *Nature* 1997. V. 387. № 6632. P. 464.
- Crawley 2008 — *Crawley J. N.* Behavioral phenotyping strategies for mutant mice // *Neuron*. 2008. Mar 27. 57 (6). P. 809—818. doi: 10.1016/j.neuron.2008.03.001. Review.
- Crick, Koch 2003 — *Crick F., Koch C.* A framework for consciousness // *Nat Neurosci.* 2003. Feb; 6(2). P. 119—226. Review.
- Crusio et al. 1993 — *Crusio W. E., Schwegler H., Brust I.* Covariations between hippocampal mossy fibres and working and reference memory in spatial and non-spatial radial maze tasks in mice // *Eur. J. Neurosci.* 1993. 5. P. 1413—1420.
- Currie 2011 — *Currie S. N.* Donald M. Wilson (1932—1970) «The point that must be reached» // *International Society for Neuroethology. Newsletter*, March 2011: 9—13. http://www.neuroethology.org/newsletter/news_archive/Mar_11.pdf
- Czerniawski et al. 2009 — *Czerniawski J., Yoon T., Otto T.* Dissociating space and trace in dorsal and ventral hippocampus // *Hippocampus*. 2009. 19 (1). P. 20—32.
- Daan et al. 2011 — *Daan S., Spoelstra K., Albrecht U., Schmutz I., Daan M., Daan B., Rienks F., Poletaeva I., Dell'Omo G., Vyssotski A., Lipp H. P.* Lab mice in the field: unorthodox daily activity and effects of a dysfunctional circadian clock allele // *J. Biol. Rhythms*. 2011. Apr. 26 (2). P. 118—129.
- Dailey et al. 1989 — *Dailey J. W., Reigel C. E., Mishra P. K., Jobe P. C.* Neurobiology of seizure predisposition in the genetically epilepsy-prone rat // *Epilepsy Res.* 1989. Jan-Feb. 3 (1). P. 3—17. Review.

- Dailey et al. 1996 — *Dailey J. W., Yan Q. S., Adams-Curtis L. E., Ryu J. R., Ko K. H., Mishra P. K., Jobe P. C.* // *Life Sci.* 1996. V. 58. № 4. P. 259—266. Review.
- Dallos 1992 — *Dallos P.* The active cochlea // *J. Neurosci.* 1992. V. 2. № 12. P. 4575—4585.
- Dally et al. 2005 — *Dally J. M., Emery N. J., Clayton N. S.* Cache protection strategies by western scrub-jays, *Aphelocoma californica*: Implications for social cognition // *Animal Behaviour*. 2005. V. 70. P. 1251—1263.
- Dally et al. 2006 — *Dally J. M., Emery N. J., Clayton N. S.* Food-caching Western scrub-jays keep track of who was watching when // *Science*. 2006. V. 312. P. 1662—1665.
- Dave et al. 2005 — *Dave K. R., Lange-Asschenfeldt C., Raval A. P. et al.* Ischemic preconditioning ameliorates excitotoxicity by shifting glutamate/gamma-aminobutyric acid release and biosynthesis // *J. Neurosci. Res.* 2005. V. 82. P. 665—673.
- Davis 1992 — *Davis H.* Logical transitivity in animals // *Honig W. K., Fetterman J. G.* (eds). *Cognitive aspects of stimulus control*. Hillsdale (NJ): Erlbaum, 1992. P. 405—429.
- Davis, Perusse 1988 — *Davis H., Perusse R.* Numerical competence in animals: definitional issues, current evidence, and a new research agenda // *Behavior and Brain Science*. 1988. Vol. 11. P. 561—615.
- de Blois et al. 1998 — *De Blois S. T., Novak M. A., Bond M.* Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) // *J. Comp. Psychol.* 1998. V. 112. № 2. P. 137—152.
- de Blois et al. 1999 — *De Blois S. T., Novak M. A., Bond M.* Can memory requirements account for species differences in invisible displacement tasks? // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 1999. V. 25. № 2. P. 168—176.
- de Blois, Novak 1994 — *De Blois S. T., Novak M. A.* Object permanence in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *Journal of Comparative Psychology*. 1994. V. 108. P. 318—327.
- de Bruin 2006 — *de Bruin N., Mahieu M., Patel T., Willems R., Lesage A., Megens A.* Performance of F2 B6x129 hybrid mice in the Morris water maze, latent inhibition and prepulse inhibition paradigms: Comparison with C57Bl/6J and 129sv inbred mice // *Behav. Brain Res.* 2006. V. 172. P. 122—134.
- De Luca et al. 2004 — *De Luca G., Di Giorgio R. M., Macaione S., Calpona P. R., Costantino S., Di Paola E. D., De Sarro A., Ciliberto G., De Sarro G.* Susceptibility to audiogenic seizure and neurotransmitter amino acid levels in different brain areas of IL-6-deficient mice // *Pharmac., Biochem. Behav.*, 2004. V. 78. № 1—2. (May). P. 75—81.
- De Sarro et al. 1994 — *De Sarro G., Rotiroti D., Audino M. G., Gratterti S., Nisticó G.* Effects of interleukin2 on various models of experimental epilepsy in DBA/2 mice // *Neuroimmunomod.* 1994. V. 1. № 6. P. 361—369.
- de Waal 2001 — *de Waal F. B. M.* The ape and the sushi master. Cultural reflection by a prymatologist. N. Y.: Basic Press, 2001.
- Deacon 2004 — *Deacon T.* Monkey homologues of language areas: computing the ambiguities // *Cognitive Science*. 2004. 48 (7). P. 288—290.

- Deco, Thiele 2009 — *Deco G., Thiele A.* Cholinergic control of cortical network interactions enables feedback-mediated attentional modulation // *Eur. J. Neurosci.* 2011. Jul; 34 (1). P. 146—157.
- Depaulis et al. 1990 — *Depaulis A., Marescaux C., Liu Z., Vergnes M.* The GABAergic nigro-collicular pathway is not involved in the inhibitory control of audiogenic seizures in the rat // *Neurosci Lett.* 1990. V. 111. № 3. (Apr 6). P. 269—274.
- Deransart et al. 2001 — *Deransart C., Lê-Pham B. T., Hirsch E., Marescaux C., Depaulis A.* Inhibition of the substantia nigra suppresses absences and clonic seizures in audiogenic rats, but not tonic seizures: evidence for seizure specificity of the nigral control // *Neuroscience.* 2001. V. 105. № 1. P. 203—211.
- Devi et al. 2008 — *Devi P. U., Manocha A., Vohora D.* Seizures, antiepileptics, antioxidants and oxidative stress: an insight for researchers // *Expert Opin. Pharmacother.* 2008. V. 9. № 18. (Dec), P. 3169—3177.
- Dickinson M. 1993 — *Dickinson M. H.* Charles M. Lent, 1936—1993 // *J. Neurobiol.* 1993. V. 25. № 2. P. 107.
- Dickinson P. 2006 — *Dickinson P. S.* Neuromodulation of central pattern generators in invertebrates and vertebrates // *Curr. Opin. Neurobiol.* 2006. V. 16. P. 604—614.
- Dixon et al. 2008 — *Dixon C. I., Rosahl T. W., Stephens D. N.* Targeted deletion of the GABRA2 gene encoding $\alpha 2$ -subunits of GABA-A receptors facilitates performance of a conditioned emotional response, and abolishes anxiolytic effects of benzodiazepines and barbiturates // *Pharm. Biochem. Behav.* 2008. V. 90. P. 1—8.
- Doretto et al. 1994 — *Doretto M. C., Burger R. L., Mishra P. K., Garcia-Cairasco N., Dailey J. W., Jobe P. C.* A microdialysis study of amino acid concentrations in the extracellular fluid of the substantia nigra of freely behaving GEPR-9s: relationship to seizure predisposition // *Epilepsy Res.* 1994. V. 17. № 2. P. 157—165.
- Doretto et al. 1998 — *Doretto M. C., Garcia-Cairasco N., Pimenta N. J., Souza D. A., Tatsuo M. A.* Dipyrone, a novel anticonvulsant agent? Insights from three experimental epilepsy models // *Neuroreport.* 1998. V. 9. № 10. P. 2415—2421.
- Doretto et al. 2003 — *Doretto M. C., Fonseca C. G., Lobo R. B., Terra V. C., Oliveira J. A., Garcia-Cairasco N.* Quantitative study of the response to genetic selection of the Wistar audiogenic rat strain (WAR) // *Behav. Genet.* 2003. V. 33. № 1. P. 33—42.
- Doretto et al. 2009 — *Doretto M. C., Cortes-de-Oliveira J. A., Rossetti F., Garcia-Cairasco N.* Role of the superior colliculus in the expression of acute and kindled audiogenic seizures in Wistar audiogenic rats // *Epilepsia.* 2009. V. 50. № 12. P. 2563—2574.
- Douen et al. 2000 — *Douen A. G., Akiyama K., Hogan M. J., Wang F., Dong L., Chow A. K., Hakim A.* Preconditioning with cortical spreading depression decreases intraschismic cerebral glutamate levels and down-regulates excitatory amino acid transporters EAAT1 and EAAT2 from rat cerebral cortex plasma membranes // *J. Neurochem.* 2000. V. 75. P. 812—818.
- Dubroqua et al. 2011 — *Dubroqua S., Boison D., Feldon J., Möhler H., Yee B. K.* Examining the sex- and circadian dependency of a learning phenotype in mice

- with glycine transporter 1 deletion in two Pavlovian conditioning paradigms // *Neurobiol Learn Mem.* 2011. Sep; 96 (2). P. 218—229.
- Dugdale, Lowe 2000 — *Dugdale N., Lowe C. F.* Testing for symmetry in the Conditional discriminations of language-trained chimpanzees // *J. of the Exp. Analysis of Behav.* 2000. 73 (1). P. 5—22.
- Dulawa et al. 2005 — *Dulawa S. C., Hen R.* Recent advances in animal models of chronic antidepressant effects: The novelty-induced hypophagia test // *Neurosc. Biobeh. Rev.* 2005. 29. P. 771—783.
- Dumas, Sikela 2009 — *Dumas L., Sikela J. M.* DUF1220 domains, cognitive disease, and human brain evolution // *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 2009. 74. P. 375—382. doi: 10.1101/sqb.2009.74.025. Epub 2009 Oct 22.
- Dutra Moraes et al. 2000 — *Dutra Moraes M. F. D., Galvis-Alonso O. Y., Garcia-Cairasco N.* Audiogenic kindling in the Wistar rat: a potential model for recruitment of limbic structures // *Epilepsy Res.* 2000. V. 39. № 3. P. 251—259.
- Dyakonova T., Dyakonova V. 2010 — *Dyakonova T. L., Dyakonova V. E.* Coordination of rhythm-generating units via NO and extrasynaptic neurotransmitter release // *J. Comp. Physiol. (A).* 2010. V. 196. № 8. P. 529—541.
- Dyakonova V. et al. 1995 — *Dyakonova V. E., Elofsson R., Carlberg M., Sakharov D. A.* Complex avoidance behaviour and its neurochemical regulation in the land snail *Cepaea nemoralis* // *Gen. Pharmacol.* 1995. V. 26. P. 773—777.
- Dyakonova V. et al. 1999 — *Dyakonova V. E., Sakharov D. A., Schuermann F.-W.* Effects of serotonergic and opioidergic drugs on escape behavior and social status of male crickets // *Naturwissenschaften.* 1999. V. 86. P. 435—437.
- Dyakonova V. et al. 2002 — *Dyakonova V. E., Schuermann F.-W., Sakharov D. A.* Effects of opiate ligands on intraspecific aggression in crickets // *Peptides.* 2002. V. 23. № 5. P. 835—842.
- Eells et al. 2004 — *Eells J. B., Clough R. W., Browning R. A., Jobe P. C.* Comparative fos immunoreactivity in the brain after forebrain, brainstem, or combined seizures induced by electroshock, pentylenetetrazol, focally induced and audiogenic seizures in rats // *Neurosc.* 2004. V. 123. № 1. P. 279—292.
- Eisenhart et al. 2000 — *Eisenhart F. J., Cacciatore T. W., Kristan W. B. Jr.* A central pattern generator underlies crawling in the medicinal leech // *J. Comp. Physiol. (A).* 2000. V. 186. № 7—8. P. 631—643.
- Elias 1969 — *Elias M. F.* Differences in spatial discrimination reversal learning for mice genetically selected for high brain weight and unselected control. *Percept. and Motor Skills.* 1969. V. 28. P. 707—712.
- Elliot-Smith 1901 — *Elliot-Smith G.* Notes upon the natural subdivisions of the cerebral hemisphere // *J. Anat. Physiol.* 1901. V. 35. P. 431—454.
- Elliott, Susswein 2002 — *Elliott C. J., Susswein A. J.* Comparative neuroethology of feeding control in mollusks // *J. Exp. Biol.* 2002. V. 205. P. 877—896.
- Emery 2006 — *Emery N. J.* Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 2006. V. 361. № 1465. P. 23—43.
- Emery et al. 2004 — *Emery N. J., Dally J. M., Clayton N. S.* Western scrub-jays (*Aphelocoma californica*) use cognitive strategies to protect their caches from thieving conspecifics // *Anim. Cogn.* 2004. V. 7. № 1. P. 37—43.

- Emery, Clayton 2005 — *Emery N. J., Clayton N. S.* Evolution of the avian brain and intelligence // *Curr. Biol.* 2005. V. 15. № 23. P. 946—950.
- Escurihuela et al. 1999 — *Escurihuela R. M., Fernandez-Teruel A., Gill L., Aguilar R., Tobena A., Driscoll P.* Inbred Roman high and low-avoidance rats: differences in anxiety novelty seeking, and shuttlebox behaviors // *Physiol. Behav.* 1999. 67 (1). P. 19—26.
- Etheridge et al. 2008 — *Etheridge S. L., Ray S., Li S., Hamblet N. S., Lijam N., Tsang M., Greer J., Kardos N., Wang J., Sussman D. J., Chen P., Wynshaw-Boris A.* Murine dishevelled 3 functions in redundant pathways with dishevelled 1 and 2 in normal cardiac outflow tract, cochlea, and neural tube development // *PLoS Genet.* 2008. V. 4. № 11. e1000259.
- Etienne et al. 1994 — *Etienne A. S., Sitbon S., Dahn-Hurni C., Maurer R.* Golden hamsters on the eight-arm maze in light and darkness: the role of dead reckoning // *Q. J. Exp. Psychol. B.* 1994. V. 47. № 4. P. 401—425.
- Fagot et al. 2001 — *Fagot J., Wasserman E. A., Young M. E.* Discriminating the relation between relations: the role of entropy in abstract conceptualization by baboons (*Papio papio*) and humans (*Homo sapiens*) // *J. of Exp. Psychol.: Anim. Behav. Processes.* 2001. V. 27. (4). P. 316—328.
- Faingold 1999 — *Faingold C. L.* Neuronal networks in the genetically epilepsy-prone rat // *Adv. Neurol.* 1999. V. 79. P. 311—321. Review.
- Faingold et al. 1990 — *Faingold C. L., Walsh E. J., Maxwell J. K., Randall M. E.* Audiogenic seizure severity and hearing deficits in the genetically epilepsy-prone rat // *Exp. Neurol.* 1990. V. 108. № 1. P. 55—60.
- Fanselow, Dong 2010 — *Fanselow M. S., Dong H. W.* Are the dorsal and ventral hippocampus functionally distinct structures? // *Neuron.* 2010. 65 (1). P. 7—19.
- Fehr et al. 2004 — *Fehr C., Shirley R. L., Metten P., Kosobud A. E., Belknap J. K., Crabbe J. C., Buck K. J.* Potential pleiotropic effects of Mpdz on vulnerability to seizures // *Genes, Brain, Behav.* 2004. V. 3. № 1. P. 8—19.
- Feller et al. 1994 — *Feller D. J., Bassir J. M., Crabbe J. C., Le Fevre C. A.* Audiogenic seizure susceptibility in WSP and WSR mice // *Epilepsia.* 1994. V. 35. № 4. P. 861—867.
- Feng et al. 2001 — *Feng H. J., Naritoku D. K., Randall M. E., Faingold C. L.* Modulation of audiogenically kindled seizures by gamma-aminobutyric acid-related mechanisms in the amygdala // *Exp. Neurol.* 2001. V. 172. № 2. P. 477—481.
- Ferbinteanu et al. 2003 — *Ferbinteanu J., Ray C., McDonald R. J.* Both dorsal and ventral hippocampus contribute to spatial learning in Long-Evans rats // *Neurosci. Lett.* 2003. 345 (2) P. 131—135
- Ferraro et al. 2007 — *Ferraro T. N., Smith G. G., Schwebel C. L., Lohoff F. W., Furlong P., Berrettini W. H., Buono R. J.* Quantitative trait locus for seizure susceptibility on mouse chromosome 5 confirmed with reciprocal congenic strains // *Physiol. Genomics.* 2007. Nov 14. 31 (3). P. 458—462.
- Fields et al. 2007 — *Fields W. M., Segerdahl P., Savage-Rumbaugh E. S.* The Material Practices of Ape Language // *The Cambridge Handbook of Socio-Cultural Psychology.* Cambridge: Cambridge University Press, 2007. P. 164—186.

- Filion et al. 1996 — *Filion C. M., Washburn D. A., Gullledge J. P.* Can monkeys (*Macaca mulatta*) represent invisible displacement? // *J. Comp. Psychol.* 1996. V. 110. № 4. P. 386—395.
- Fiorito, Scotto 1992 — *Fiorito G., Scotto P.* Observational learning in *Octopus vulgaris* // *Science.* 1992. V. 256. P. 545—547.
- Flemming et al. 2008 — *Flemming T. M., Beran M. J., Thompson R. K. R., Kleider H. M., Washburn.* What meaning means for same and different: Analogical reasoning in humans (*Homo sapiens*), chimpanzees (*Pan troglodytes*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *J. Comp. Psychol.* 2008. V. 122. P. 176—185.
- Fonio et al. 2006 — *Fonio E., Benjamini Y., Sakov A., Golani I.* Wild mouse open field behavior is embedded within the multidimensional data space spanned by laboratory inbred strains // *Genes Brain Behav.* 2006. V. 5. № 5. P. 380—388.
- Forejt et al. 1980 — *Forejt J., Capková J., Gregorová S.* T(16; 17)43H translocation as a tool in analysis of the proximal part of chromosome 17 (including T-t gene complex) of the mouse // *Genet Res.* 1980. Apr; 35 (2). P. 165—177.
- Forestell, Herman 1988 — *Forestell P. H., Herman L. M.* Delayed matching of visual materials by a bottlenosed dolphin aided by auditory symbols // *Anim. Learn. Behav.* 1988. V. 16. P. 137—146.
- Fortna et al. 2004 — *Fortna A., Kim Y., MacLaren E., Marshall K., Hahn G., Meltesen L., Brenton M., Hink R., Burgers S., Hernandez-Boussard T., Karimpour-Fard A., Glueck D., McGavran L., Berry R., Pollack J., Sikela.* JMLineage-specific gene duplication and loss in human and great ape evolution // *PLoS Biol.* 2004. Jul; 2 (7). E207.
- Fouts et al. 1976 — *Fouts R. S., Chown B., Goodin L.* Transfer of signed responses in American Sign Language from vocal English stimuli to physical object stimuli by a chimpanzee (*Pan*) // *Learning and Motivation.* 1976. V. 7. P. 458—475.
- Fouts, Mills 1997/2002 — *Fouts R. S., Mills S. T.* Next of Kin. My Conversation with Chimpanzees. N. Y.: Avon Books, INC, 1997/2002.
- Fouts, Waters 2001 — *Fouts R. S., Waters G.* Chimpanzee sign language and Darwinian continuity: Evidence for a neurology continuity of language // *Neurological Research.* 2001. V. 23. P. 787—794.
- Frank 2007 — *Frank A. J.* An examination of the temporal and spatial stimulus control in emergent symmetry in pigeons. Unpublished doctoral dissertation, University of Iowa. 2007.
- Frigon 2009 — *Frigon A.* Reconfiguration of the Spinal Interneuronal Network During Locomotion in Vertebrates // *J. Neurophysiol.* 2009. V. 101. P. 2201—2203.
- Frijlink 1977 — *Frijlink J. H.* Patterns of wolf pack movements prior to kills as read from tracks in Algonquin provincial Park, Ontario, Canada // *Bijdr. Dierk.* 1977. V. 47. № 1. P. 131—137.
- Frings, Frings 1953 — *Frings H., Frings M.* Development of strains of albino mice with predictable susceptibilities to audiogenic seizures // *Science.* 1953. V. 117. № 3037. P. 283—284.
- Frolenkov 2006 — *Frolenkov G. I.* Regulation of electromotility in the cochlear outer hair cell // *J. Physiol.* 2006. V. 576. Pt 1. P. 43—48. Review.

- Fuentes-Santamaría et al. 2005 — *Fuentes-Santamaría V., Cantos R., Alvarado J. C., García-Atarés N., López D. E.* Morphologic and neurochemical abnormalities in the auditory brainstem of the genetically epilepsy-prone hamster (GPG/Vall) // *Epilepsia*. 2005. 46 (7). P. 1027—1045.
- Fuentes-Santamaría et al. 2008 — *Fuentes-Santamaría V., Alvarado J. C., Heranz A. S., García-Atarés N., López D. E.* Decreased levels of GABA in the inferior colliculus of the epilepsy-prone hamster (GPG/Vall) // *Epilepsy Res*. 2008. May; 79 (2—3). P. 224—227. doi: 10.1016/j.epilepsyres. 2008.02.003. Epub 2008 Mar 26.
- Fuller 1975 — *Fuller J. L.* Independence of inherited susceptibility to spontaneous and primed audiogenic seizures in mice // *Behav Genet*. 1975. V. 5. № 1. P. 1—8.
- Fuller 1979 — *Fuller J. L.* Fuller BWS lines: History and results // *Hahn M. E., Jensen C., Dudek B. C.* (eds). *Development and Evolution of Brain Size*. N. Y.: Academic Press, 1979. P. 518—539.
- Fuller, Herman 1974 — *Fuller J. L., Herman B. H.* Effect of genotype and practice upon behavioral development in mice // *Dev Psychobiol*. 1974. Jan; 7 (1). P. 21—30.
- Fuller, Smith 1953 — *Fuller J. L., Smith M. E.* Kinetics of sound induced convulsions in some inbred mouse strains // *Am. J. Physiol*. 1953. V. 172. № 3. P. 661—670.
- Gachon et al. 2004 — *Gachon F., Fonjallaz P., Damiola F., Gos P., Kodama T., Zakany J., Duboule D., Petit B., Tafti M., Schibler U.* The loss of circadian PAR bZip transcription factors results in epilepsy // *Genes Dev*. 2004. V. 18. № 12. P. 1397—1412.
- Gahring et al. 1997 — *Gahring L. C., White H. S., Skradski S. L., Carlson N. G., Rogers S. W.* Interleukin-1-alpha in the brain is induced by audiogenic seizure // *Neurobiol Dis*. 1997. V. 3. № 4. P. 263—269.
- Gallagher, Holland 1992 — *Gallagher M., Holland P. C.* Preserved configural learning and spatial learning impairment in rats with hippocampal damage // *Hippocampus*. 1992. V. 2. № 1. P. 81—88.
- Gallup 1970 — *Gallup G. G. Jr.* Chimpanzees: Self-recognition // *Science*. 1970. V. 167. P. 86—87.
- Gallup 1982 — *Gallup G. G. Jr.* Self-Awareness and the emergence of mind in primates // *American J. of Primatology*. 1982. V. 2. № 2. P. 237—248.
- Gallup 1994 — *Gallup G. G. Jr.* Self-recognition: research strategies and experimental design // *Self-Awareness in Animals and Humans* // *Perker S. T., Mitchell R. W., Boccia M. L.* (eds). *Developmental perspectives*. Cambridge Univ. Press, 1994. P. 35—50.
- Galsworthy et al. 2005a — *Galsworthy M. J., Amrein I., Kuptsov P. A. et al.* A comparison of wild-caught wood mice and bank voles in the Intellicage: assessing exploration, daily activity patterns and place learning paradigms // *Behav. Brain Res*. 2005. V. 28. 157 (2). P. 211—217.
- Galsworthy et al. 2005b — *Galsworthy M. J., Paya-Cano J. L., Liu L., Monleon S., Gregoryan G., Fernandes C., Schalkwyk L. C., Plomin R.* Assessing reliability, heritability and general cognitive ability in a battery of cognitive tasks for laboratory mice // *Behavior Genetics*. 2005. V. 35. № 5. P. 675—692.

- Galvis-Alonso et al. 2004 — *Galvis-Alonso O. Y., Cortes De Oliveira J. A., Garcia-Cairasco N.* Limbic epileptogenicity, cell loss and axonal reorganization induced by audiogenic and amygdala kindling in Wistar audiogenic rats (WAR strain) // *Neurosc.* 2004. V. 125. № 3. P. 787—802.
- Gannon et al. 1998 — *Gannon P. J., Holloway R. L., Broadfield D. C., Braun A. R.* Asymmetry of chimpanzee planum temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain language area homolog // *Science*. 1998. V. 279. P. 220—222.
- Garcia, Benjumea 2006 — *Garcia A., Benjumea S.* The emergence of symmetry in a conditional discrimination task using different responses as proprioceptive samples in pigeons // *J. of the Exper. Analysis of Behavior*. 2006. V. 86. № 1. P. 65—80.
- Garcia-Cairasco 2002 — *Garcia-Cairasco N.* A critical review on the participation of inferior colliculus in acoustic-motor and acoustic-limbic networks involved in the expression of acute and kindled audiogenic seizures // *Hear. Res.* 2002. V. 168. P. 208—222.
- Garcia-Cairasco, Sabbatini 1991 — *Garcia-Cairasco N., Sabbatini R. M. E.* Possible interaction between the inferior colliculus and the substantia nigra in audiogenic seizures in Wistar rats // *Physiol. Behav.* 1991. V. 50. P. 421—427.
- Gardner, Gardner 1969 — *Gardner R. A., Gardner B. T.* Teaching sign language to a chimpanzee // *Science*. 1969. V. 165. P. 664—672.
- Gardner, Gardner 1998 — *Gardner R. A., Gardner B. T.* The structure of learning from sign stimuli to sign language. Mahwah (NJ): Lawrence Erlbaum Associates, 1998.
- Garland et al. 2011 — *Garland T. Jr., Kelly S. A., Malisch J. L., Kolb E. M., Hanon R. M., Keeney B. K., Van Cleave S. L., Middleton K. M.* How to run far: multiple solutions and sex-specific responses to selective breeding for high voluntary activity levels // *Proc Biol Sci*. 2011. Feb 22; 278 (1705). P. 574—581.
- Garland, Kelly 2006 — *Garland T. Jr., Kelly S. A.* Phenotypic plasticity and experimental evolution // *J. Exp. Biol.* 2006. Jun; 209 (Pt 12). P. 2344—2361. Review.
- Ge et al. 2008 — *Ge P. F., Luo T. F., Zhang J. Z., Chen D. W., Luan Y. X., Fu S. L.* Ischemic preconditioning induces chaperone hsp70 expression and inhibits protein aggregation in the CA1 neurons of rats // *Neurosci. Bull.* 2008. V. 24. № 5. P. 288—296.
- Getting 1989 — *Getting P.* Emerging principles governing the operation of neural networks // *Annu. Rev. Neurosci.* 1989. V. 12. P. 185—204.
- Gillan 1981 — *Gillan D. J.* Reasoning in the chimpanzee: II Transitive inference // *J. of Exp. tl. Psychol. Animal. Behav. Processes*. 1981. V. 7. № 2. P. 150—164.
- Gillan et al. 1981 — *Gillan D. J., Premack D., Woodruff G.* Reasoning in the chimpanzee: I. Analogical reasoning // *J. Exptl. Psychol. Animal. Behav. Processes*. 1981. V. 7. № 1. P. 1—17.
- Gillespie-Lynch et al. 2011 — *Gillespie-Lynch K., Greenfield P. M., Lyn H., Savage-Rumbaugh S.* The role of dialogue in the ontogeny and phylogeny of early symbol combinations: A cross-species comparison of bonobo, chimpanzee, and human learners // *First Language*. 2011. 31. P. 442—460.
- Giorgio et al. 2012 — *Giorgio M., Berry A., Berniakovich I., Poletaeva I., Trinei M., Stendardo M., Hagopian K., Ramsey J. J., Cortopassi G., Migliaccio E., Nötzli S.,*

- Amrein I., Lipp H.-P., Cirulli F., Pelicci P. G.* The p66Shc knocked out mice are short lived under natural condition // *Aging Cell*. 2012. Feb; 11 (1). P. 162—168.
- Gitaí et al. 2010 — *Gitaí D. L., Martinelli H. N., Valente V., Pereira M. G., Oliveira J. A., Elias C. F., Bittencourt J. C., Leite J. P., Costa-Neto C. M., Garcia-Cairasco N., Paçó-Larson M. L.* Increased expression of GluR2-flip in the hippocampus of the Wistar audiogenic rat strain after acute and kindled seizures // *Hippocampus*. 2010. V. 20. № 1. P. 125—133.
- Glantz et al. 2005 — *Glantz L., Avramovich A., Trembovler V., Gurvitz V., Kohen R., Eidelman L. A., Shohami E.* Ischemic preconditioning increases antioxidants in the brain and peripheral organs after cerebral ischemia // *Exp. Neurology*. 2005. V. 192. P. 117—124.
- Goh, Manahan-Vaughan 2012 — *Goh J. J., Manahan-Vaughan D.* Hippocampal long-term depression in freely behaving mice requires the activation of beta-adrenergic receptors // *Hippocampus*. 2013. Jul 23. doi: 10.1002/hipo.22168. [Epub ahead of print]
- Goldowitz et al. (eds) 1992 — *Goldowitz D., Wahlsten D., Wimer R. E.* (eds). Techniques for the genetic analysis of brain and behavior. Focus on the mouse. Amsterdam; London; N. Y.: Elsevier, 2002.
- Golgi 1906 — *Golgi C.* The Neuron Doctrine — theory and facts. Nobel Lectures // URL: <https://wiki.brown.edu/confluence/download/attachments/7953/golgi-lecture.pdf?version=1&modificationDate=1219857632000>
- Gonsiorek et al. 1974 — *Gonsiorek J. C., Donovan P. J., Burright R. G., Fuller J. L.* Aggression in low and high brain weight mice following septal lesions // *Physiol. Behavior*. 1974. V. 12. P. 813—818.
- Goodall 1965 — *Goodall J.* Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve // De Vore (ed.). *Primate Behavior*. N. Y.: Holt, Rinehart and Winston, 1965. P. 287—346.
- Gould, Gottesman 2006 — *Gould T. D., Gottesman I. I.* Psychiatric endophenotypes and the development of valid animal models // *Genes, Brain and Behavior*. 2006. V. 5. P. 113—119.
- Greenfield et al. 2008 — *Greenfield P. M., Lyn H., Savage-Rumbaugh E. S.* Proto-language in ontogeny and phylogeny: combining deixis and representation // *Interaction Studies*. 2008. 9 (1). P. 34—50.
- Griffin, Hallock 2013 — *Griffin A. L., Hallock H. L.* Hippocampal signatures of episodic memory: evidence from single-unit recording studies // *Front Behav Neurosci*. 2013. 7. P. 54.
- Grillner et al. 1987 — *Grillner S., Wallen P., Dale N., Brodin L., Buchanan J., Hill R.* Transmitters, membrane properties and network circuitry in the control of locomotion in lamprey // *Trends Neurosci*. V. 10. № 1. P. 34—41.
- Gropp et al. 1982 — *Gropp A., Winking H., Redi C., Capanna E., Britton-Davidian J., Noack G.* Robertsonian karyotype variation in wild house mice from Rhaeto-Lombardia // *Cytogenet Cell Genet*. 1982. 34 (1—2). P. 67—77.
- Guillaume et al. 1991 — *Guillaume D., Grisar T., Vergnolle-Burette M.* Glial contribution to seizure: carbonic anhydrase activity in epileptic mammalian brain // *Epilepsia*. 1991. V. 32. № 1. P. 10—15.

- Guzowski et al. 2001 — *Guzowski J. F., Setlow B., Wagner E. K., McGaugh J. L.* Experience-dependent gene expression in the rat hippocampus after spatial learning: a comparison of the immediate-early genes Arc, c-fos, and zif268 // *J. Neurosci.* 2001. 21. P. 5089—5098.
- Haefelfinger 1958 — *Haefelfinger H. R.* Beiträge zur vergleichenden Ontogenese des Vorderhirns bei Vögeln. Helbing u. Lichtenhahn. Basel, 1958.
- Hager et al. 2010 — *Hager R., Xiao J., Liang Y., Li K., Zhou Y., Cai W., Zhou Y., Zhao Y., Xing Z., Chen G., Jin L.* A novel strategy for genetic dissection of complex traits: the population of specific chromosome substitution strains from laboratory and wild mice // *Mamm. Genome.* 2010. № 7—8. P. 370—376.
- Hall 1947 — *Hall C. S.* Genetic differences in fatal audiogenic seizures between two inbred strains of house mice // *J. Hered.* 1947. V. 38. № 1. P. 2—6.
- Harada et al. 2011 — *Harada N., Zhao J., Kurihara H., Nakagata N., Okajima K.* Desalted deep-sea water improves cognitive function in mice by increasing the production of insulin-like growth factor-I in the hippocampus // *Transl Res.* 2011. V. 158. № 2. P. 106—117.
- Harlow 1958 — *Harlow H. F.* The evolution of learning // *Roe A., Simpson G. G.* (eds). Behavior and Evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1958. P. 269—290.
- Harris-Warrick 2011 — *Harris-Warrick R. M.* Neuromodulation and flexibility in Central Pattern Generator networks // *Current opinion in neurobiology.* 2011. V. 21. № 5. P. 685—692.
- Harris-Warrick et al. (eds) 1992 — *Harris-Warrick R. M., Marder E., Selverston A. I., Moulins M.* (eds). Dynamic Biological Networks: The Stomatogastric Nervous System. Cambridge (MA): MIT Press, 1992.
- Harte, Kanarek 2004 — *Harte C. B., Kanarek R. B.* The effects of nicotine and sucrose on spatial memory and attention // *Nutr Neurosci.* 2004. V. 7. № 2. P. 121—125.
- Hay 1985 — *Hay D.* Essentials of Behaviour Genetics. Blackwell Sci. Publ., 1985.
- He et al. 2002a — *He J., Yamada K., Nabeshima T.* A role of Fos expression in the CA3 region of the hippocampus in spatial memory formation in rats // *Neuropsychopharmacology.* 2002. 26. P. 259—268.
- He et al. 2002b — *He J., Yamada K., Nakajima A., Kamei H., Nabeshima T.* Learning and memory in two different reward tasks in a radial arm maze in rats // *Behav. Brain Res.* 2002. 134. P. 139—148.
- Hebb 1949 — *Hebb D. O.* The organization of behavior // Wiley. N. Y., 1949.
- Heinrich 1999 — *Heinrich B.* Mind of the Raven. Investigations and adventures with Wolf Birds. N. Y.: Harper Collins Publishers, Inc., 1999.
- Heinrich 2000 — *Heinrich B.* Testing insight in ravens // *Heyes C. M., Huber L.* (eds). The Evolution of Cognition. Cambridge (MA): MIT Press, 2000. P. 289—305.
- Heinrich, Bugnyar 2007 — *Heinrich B., Bugnyar T.* Just how smart are ravens? // *Scientific American.* 2007. V. 296. № 4. P. 64—71.
- Henderson 1973 — *Henderson N. D.* Brain weight changes resulting from enriched rearing conditions. A diallel analysis // *Develop. Psychobiol.* 1973. V. 6. P. 367—376.
- Henry 1967 — *Henry K. R.* Audiogenic seizure susceptibility induced in C57BL-6J mice by prior auditory exposure // *Science.* 1967. V. 158. № 803. P. 938—940.

- Henry 1985 — *Henry K. R.* Cochlear function and audiogenic seizures: developmental covariance in the LP/J mouse // *Dev Psychobiol.* 1985. V. 18. № 6. P. 461—466.
- Henry et al. 1981 — *Henry K. R., McGinn M. D., Berard D. R., Chole R. A.* Effects of neonatal thyroxine, genotype, and noise on the ear and audiogenic seizures // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1981. V. 95. № 3. P. 418—424.
- Henry, Buzzone 1986 — *Henry K. R., Buzzone R.* Auditory physiology and behavior in RB/1bg, RB/3bg, and their F1 hybrid mice (*Mus musculus*): influence of genetics, age, and acoustic variables on audiogenic seizure thresholds and cochlear functions // *J. Comp. Psychol.* 1986. V. 100. № 1. P. 46—51.
- Herdegen, Leah 1998 — *Herdegen T., Leah J. D.* Inducible and constitutive transcription factors in the mammalian nervous system: control of gene expression by Jun, Fos and Krox, and CREBrATF proteins // *Brain Research Reviews.* 1998. 28. P. 370—490.
- Heron et al. 2007 — *Heron S. E., Scheffer I. E., Berkovic S. F. Dibbens L. M., Mulley J. C.* Channelopathies in idiopathic epilepsy // *J. Amer. Soc. Exp. Neurother.* 2007. V. 4. P. 295—304.
- Hess 1962 — *Hess E. H.* Ethology: An approach toward the complete analysis of behavior // *New directions in psychology* / Ed. by R. Brown, E. Galanter, E. H. Hess, G. Mandler. N. Y.: Holt, Rinehart, Winston, 1962. P. 157—266.
- Hewitt et al. 1987 — *Hewitt J. K., Hahn M. E., Karkowski L. M.* Genetic selection disrupts stability of mouse brain weight development // *Brain Res.* 1987. V. 417. P. 225—231.
- Heyes 1994 — *Heyes C. M.* Social learning in animals: categories and mechanisms // *Biological Review.* 1994. V. 69. P. 200—231.
- Hodos, Campbell 1969 — *Hodos W., Campbell C. B. G.* *Scala Natura*: Why there is no theory in comparative psychology? // *Psychol. Rev.* 1969. V. 76. P. 337—350.
- Hoyle 1970 — *Hoyle G.* Cellular mechanisms underlying behavior-neuroethology // *Adv. Insect Physiol.* 1970. V. 7. P. 349—444.
- Hoytea et al. 2006 — *Hoytea L. C., Papadakisc M., Barber P. A., Buchana A. M.* Improved regional cerebral blood flow is important for the protection seen in a mouse model of late phase ischemic preconditioning // *Brain Res.* 2006. V. 1121. P. 231—237.
- Hoz de 2003 — *de Hoz H. L., Knox J., Morris R. G.* Longitudinal axis of the hippocampus: both septal and temporal poles of the hippocampus support water maze spatial learning depending on the training protocol // *Hippocampus.* 2003. 13 (5). P. 587—603.
- Hubel, Wiesel 1959 — *Hubel D. H., Wiesel T. N.* Receptive Fields Of Single Neurons In The Cat's Striate Cortex // *J. of Physiology.* 1959. 148. P. 574—591.
- Huber et al. 2001 — *Huber L., Rechberger S., Taborsky M.* Social learning affects object exploration and manipulation in keas // *Animal Behaviour.* 2001. V. 62. P. 945—954.
- Huber, Gyula 2006 — *Huber L., Gyula K. G.* Technical intelligence in animals: the kea model // *Anim. Cogn.* 2006. V. 9. P. 295—305.

- Hughes 1965 — *Hughes K. R.* Dorsal and ventral hippocampus lesions and maze learning: influence of preoperative environment // *Can. J. Psychol.* 1965. 19 (4). P. 325—332.
- Hunt 1996 — *Hunt G. R.* Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows // *Nature*. 1996. V. 379. P. 249—251.
- Hunt et al. 2006 — *Hunt G. R., Rutledge R. B., Gray R. D.* The right tool for the job: What strategy do wild New Caledonian crows use? // *Animal Cognition*. 2006. V. 9. P. 307—316.
- Ikeda, Kaplan 1970 — *Ikeda K., Kaplan W.* Unilaterally patterned activity of gynandromorphy mosaic for neurological mutant *Drosophila melanogaster* // *PNAS USA*. 1970. 67 (3). P. 1480—1487.
- Ingvar, Siesjö 1983 — *Ingvar M., Siesjö B. K.* Local blood flow and glucose consumption in the rat brain during sustained bicuculline-induced seizures // *Acta Neurologica Scandinavica*. 1983. V. 68. № 3. P. 129—144.
- Isler, Schaik 2009 — *Isler K., van Schaik C. P.* Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? // *Biol. Letters*. 2009. V. 5. P. 125—129.
- Iversen, Matsuzawa 2003 — *Iversen I. H., Matsuzawa T.* Development of interception of moving targets by chimpanzees (*Pan troglodytes*) in an automated task // *Anim Cogn.* 2003. V. 6. № 3. P. 169—183.
- Janus 2004 — *Janus C.* Search strategies used by APP transgenic mice during navigation in the Morris water maze // *Learning and Memory*. 2004. V. 11 (3). P. 337—346.
- Jarrard 1993 — *Jarrard L. E.* On the role of the hippocampus in learning and memory in the rat // *Behav. Neural Biol.* 1993. V. 60. № 1. P. 9—26.
- Jarvis et al. 2005 — *Jarvis E. D., Güntürkün O., Bruce L. et al.* The Avian Brain Nomenclature Consortium // *Nature Rev. Neurosc.* 2005. V. 6. P. 151—159.
- Jasper et al. 1960 — *Jasper H. H., Ricci G., Doane B.* Microelectrode analysis of cortical cell discharge during avoidance conditioning in the monkey // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1960. Suppl. 13. P. 137—155.
- Jazrawi, Horton 1989 — *Jazrawi S. P., Horton R. W.* 5-HT₂ receptor binding and 5-HT uptake in mouse brain: developmental changes and the relationship to audiogenic seizure susceptibility in DBA/2J mice // *Brain Res Dev Brain Res*. 1989. V. 45. № 2. (Feb 1). P. 257—263.
- Jenkins et al. 2004 — *Jenkins T. A., Amin E., Pearce J. M., Brown M. W., Aggleton J. P.* Novel spatial arrangements of familiar visual stimuli promote activity in the rat hippocampal formation but not the parahippocampal cortices: a c-fos expression study // *Neuroscience*. 2004. 124 (1). P. 43—52.
- Jeon et al. 2003 — *Jeon D., Yang Y. M., Jeong M. J., Philipson K. D., Rhim H., Shin H. S.* Enhanced learning and memory in mice lacking Na⁺/Ca²⁺ exchanger 2 // *Neuron*. 2003. V. 38, № 6. P. 965—976.
- Jobe et al. 1973 — *Jobe P. C., Picchioni A. L., Chin L.* Role of brain norepinephrine in audiogenic seizure in the rat // *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 1973. V. 184. № 1. P. 1—10.
- Jobe et al. 1994 — *Jobe P. C., Mishra P. K., Browning R. A., Wang C., Adams-Curtis L. E., Ko K. H., Dailey J. W.* Noradrenergic abnormalities in the genetically epilepsy-prone rat // *Brain Res Bull.* 1994. V. 35. № 5—6. P. 493—504.

- Jobe et al. 1995 — *Jobe P. C., Mishra P. K., Adams-Curtis L. E., Deoskar V. U., Ko K. H., Browning R. A., Dailey J. W.* The genetically epilepsy-prone rat (GEPR) // *Ital. J. Neurol. Sci.* 1995. V. 16. № 1—2. P. 91—99.
- Johnson *Obituaries* 2009 — *Johnson Obituaries*. Dr. Peter A. Getting (1944—2009). <http://iagenweb.org/boards/johnson/obituaries/index.cgi?read=239950>
- Jones, Kamil 1973 — *Jones T., Kamil A. C.* Tool-making and tool-using in the Northern blue jay // *Science*. 1973. V. 180. P. 1076—1078.
- Jung et al. 1994 — *Jung M. W., Wiener S. I., McNaughton B. L.* Comparison of spatial firing characteristics of units in dorsal and ventral hippocampus of the rat // *J. Neurosci.* 1994. 14 (12). P. 7347—7356.
- Kabotyanski, Sakharov 1988 — *Kabotyanski E. A., Sakharov D. A.* Monoamine-dependent behavioural states in the pteropod mollusc *Clione limacina* // *Symp. Biol. Hung.* 1988. V. 36. P. 463—476.
- Kaczmarek, Robertson (eds) 2002 — *Kaczmarek L., Robertson H. J.* (eds). *Handbook of Chemical Neuroanatomy*. V. 19: Immediate Early Genes and Inducible Transcription Factors in Mapping of the Central Nervous System Function and Dysfunction. 2002. Elsevier Science B.V.
- Kamil 1985 — *Kamil A. C.* The evolution of higher learning abilities in birds. *Acta XVIII Congr. Int. Ornithol.* (Moscow, 1982) M.: Nauka, 1985. P. 811—818.
- Kamil 1988 — *Kamil A. C.* A synthetic approach to the study of animal intelligence // *Comparative Perspectives in Modern Psychology*. Lincoln (Nebraska): Univ. of Nebraska Press, 1988. P. 230—257. (Nebraska Symposium on Motivation. Vol. 35.)
- Kamil et al. 1973 — *Kamil A. C., Longee M., Shulman R. L.* Learning-set behavior in the learning-set experienced blue jay (*Cyanocitta cristata*) // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1973. V. 82. № 3. P. 394—406.
- Kamil et al. 1994 — *Kamil A. C., Balda R. P., Olson D. J.* Performance of four seed-caching corvid species in the radial-arm maze analog // *J. Comp. Psychol.* 1994. V. 108. № 4. P. 385—393.
- Karten 1969 — *Karten H. J.* The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon // *An. N. Y. Acad. Sci.* 1969. V. 167. № 1. P. 164—179.
- Karten 1991 — *Karten H. J.* Homology and evolutionary origins of the neocortex // *Brain behav. Evol.* 1991. V. 8. P. 264—272.
- Katz, Wright 2006 — *Katz J. S., Wright A. A.* Mechanisms of same/different abstract-concept learning by pigeons // *J. of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 2006. V. 32. P. 80—86.
- Kavaliers, Galea 1994 — *Kavaliers M., Galea L. A.* Spatial water maze learning using celestial cues by the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* // *Behav. Brain Res.* 1994. 61. P. 97—100.
- Kawasaki et al. 1996 — *Kawasaki K., Eigyo M., Ikeda M., Kihara T., Koike K., Matsu-shita A., Murata S., Shiomi T., Takada S., Yasui M.* A novel benzodiazepine inverse agonist, S-8510, as a cognitive enhancer // *Prog Neuropsychopharm. Biol Psych.* 1996. V. 20. № 8. P. 1413—1425.

- Keller, Schoenfeld 1950 — *Keller F. S., Schoenfeld W. N.* Principles of psychology: A systematic text in the science of behavior. Acton (MA): B. F. Skinner Foundation. Copley Publishing Group. 1995. (Original work published 1950.)
- Kenward et al. 2006 — *Kenward B., Rutz C., Weir A. A. S., Kacelnik A.* Development of tool use in New Caledonian crows: Inherited action patterns and social influence // *Animal Behaviour*. 2006. V. 72. P. 1329—1343.
- Kesner 1966 — *Kesner R. P.* Subcortical mechanisms of audiogenic seizures // *Exp Neurol*. 1966. Jun; 15 (2). P. 192—205.
- Kesner, Novak 1982 — *Kesner R. P., Novak J. M.* Serial position curve in rats: role of the dorsal hippocampus // *Science*. 1982. V. 218. № 4568. P. 173—175.
- Keverne 1997 — *Keverne E. B.* An evaluation of what the mouse knockout experiments are telling us about mammalian behaviour // *Bioessays*. 1997. V. 19. № 12. P. 1091—1098.
- Kitagawa et al. 1991 — *Kitagawa K., Matsumoto M., Kuwabara K., Tagaya M., Ohtsuki T., Hata R., Ueda H., Handa N., Kimura K., Kamada T.* «Ischemic tolerance» phenomenon detected in various brain regions // *Brain Research*. 1991. V. 561. № 2. P. 203—211.
- Kjelstrup et al. 2002 — *Kjelstrup K. G., Tuvnes F. A., Steffenach H. A., Murison R., Moser E. I., Moser M. B.* Reduced fear expression after lesions of the ventral hippocampus // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2002. 99 (16). P. 10825—10830.
- Kjelstrup et al. 2008 — *Kjelstrup K. B., Solstad T., Brun V. H., Hafting T., Leutgeb S., Witter M. P., Moser E. I., Moser M. B.* Finite scale of spatial representation in the hippocampus // *Science*. 2008. 321 (5885). P. 140—143
- Klein et al. 2004 — *Klein B. D., Fu Y.-H., Ptacek L. J., White H. S.* c-Fos immunohistochemical mapping of the audiogenic seizure network and tonotopic neuronal hyperexcitability in the inferior colliculus of the Frings mouse // *Epilepsy Research*. 2004. V. 62. P. 13—25.
- Klein et al. 2005 — *Klein B. D., Fu Y. H., Ptacek L. J., White H. S.* Auditory deficits associated with the frings *mgr1* (*mass1*) mutation in mice // *Dev. Neurosci.* 2005. V. 27. № 5. P. 321—332.
- Koehler 1956 — *Koehler O.* Thinking without words // *Proceedings of the 14th Int. Congr. of Zoology*. 1953, Copenhagen. 1956. P. 75—88.
- Kohler 1917 — *Kohler W.* Intelligenzprüfung an Menschenaffen. Berlin, 1917.
- Kolata et al. 2010 — *Kolata S., Light K., Wass C. D., Colas-Zelin D., Roy D., Matzel L. D.* A dopaminergic gene cluster in the prefrontal cortex predicts performance indicative of general intelligence in genetically heterogeneous mice // *PLoS One*. 2010 Nov 17. 5 (11). e14036. doi: 10.1371/journal.pone.0014036.
- Komorowski et al. 2013 — *Komorowski R. W., Garcia C. G., Wilson A., Hattori S., Howard M. W., Eichenbaum H.* Ventral hippocampal neurons are shaped by experience to represent behaviorally relevant contexts // *J Neurosci*. 2013. 33 (18). P. 8079—8087.
- Konopka, Benzer 1971 — *Konopka R., Benzer S.* Clock mutants of *Drosophila melanogaster* // *PNAS USA*. 1971. 68 (9). P. 2112—2116.

- Krushinski 1962a — *Krushinski L. V.* Animal behaviour: its normal and abnormal development. New York: International Behavioural Sciences Service. N. Y.: Consultants Bureau, 1962.
- Krushinski 1963 — *Krushinski L. V.* Etude physiologique des differents types de crises convulsives de l'épilepsie audiogene du rat. Colloques Internationaux du CNRS. № 112 // Psychophysiologie, Neuropharmacologie et Biochimie de la Crise Audiogene. Paris: Editions du CNRS, 1963. P. 71—92.
- Krushinski 1990 — *Krushinski L. V.* Experimental studies of elementary reasoning: Evolutionary, physiological, and genetic aspects of behavior. New Delhi: Oxo-nian Press, 1990.
- Krushinski et al. 1963 — *Krushinski L. V., Swetuchina W. M., Molodkina L. N., Popova N. P., Maz W. N.* Vergleichende physiologisch-morphologische Erforschung komplizierter Verhaltensformen von Vögeln // Zeitschrift für Tierpsychologie. 1963. Bd 20. Heft 4. S. 474—486.
- Krushinski et al. 1970 — *Krushinski L. V., Molodkina L. N., Fless D. A., Dobrokhotova L. P., Steshenko A. P., Semiokhina A. F., Zorina Z. A., Romanova L. G.* The functional state of the brain during sonic stimulation // Physiological effects of noise // *Welch B. L., Welch A. S.* (eds.). New York: Plenum, 1970. P. 159—183.
- Kruska 1975 — *Kruska D. C.* Comparative quantitative study on brains of wild and laboratory rats. I. Comparison of volume of total brain and classical brain parts // *J. Hirnforsch.* 1975. V. 16. P. 469—483.
- Kruska 1987 — *Kruska D. C.* How fast can total brain size change in mammals? // *J. Hirnforsch.* 1987. V. 28. P. 59—70.
- Kruska 2005 — *Kruska D. C.* On the evolutionary significance of encephalization in some eutherian mammals: effects of adaptive radiation, domestication, and feralization // *Brain Behav. Evol.* 2005. V. 65. P. 73—108.
- Kummer 1982 — *Kummer H.* Social knowledge in free-ranging primates // *Griffin D. R.* (ed.). Animal mind—human mind: Report of the Dahlem workshop on animal mind—human mind. Berlin: Springer-Verlag, 1982. P. 113—130.
- Kuptsov, Pleskacheva 2011 — *Kuptsov P., Pleskacheva M.* Hippocampal subfield patterns of activity along rostrocaudal axis are differently affected by visual information, spatial novelty and locomotion in open field // Abstract of 8th World Congress of IBRO. Florence. 2011. № B282.
- Kurtz et al. 2001 — *Kurtz B. S., Lehman J., Garlick P., Amberg J., Mishra P. K., Dailley J. W., Weber R., Jobe P. C.* Penetrance and expressivity of genes involved in the development of epilepsy in the genetically epilepsy-prone rat (GEPR) // *J. Neurogenet.* 2001. V. 15. № 3—4. P. 233—244.
- Kuteeva et al. 2005 — *Kuteeva E., Håkfelt T., Ogren S. O.* Behavioural characterisation of young adult transgenic mice overexpressing galanin under the PDGF-B promoter // *Regulatory Peptides.* 2005. V. 125. P. 67—78.
- Kuznetsova et al. 1996 — *Kuznetsova G. D., Petrova E. V., Coenen A. M., Van Luijckelaar E. L.* Generalized absence epilepsy and catalepsy in rats // *Physiol Behav.* 1996. V. 60. № 4. (Oct). P. 1165—1169.

- Lacreuse et al. 2005 — *Lacreuse A., Kim C. B., Rosene D. L. et al.* Sex, age, and training modulate spatial memory in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) // *Behav. Neurosci.* 2005. V. 119. № 1. P. 118—126.
- Laird et al. 1984 — *Laird H. E. 2nd, Dailey J. W., Jobe P. C.* Neurotransmitter abnormalities in genetically epileptic rodents // *Fed Proc.* 1984. V. 43. № 10. (Jul), P. 2505—2509.
- Lalonde, Strazielle 2007 — *Lalonde R., Strazielle C.* Brain regions and genes affecting postural control // *Prog. Neurobiol.* 2007. 81 (1). P. 45—60. Review.
- Landers et al. 2011 — *Landers M. S., Knott G. W., Lipp H.-P., Poletaeva I., Welker E.* Synapse formation in adult barrel cortex following naturalistic environmental enrichment // *Neuroscience.* 2011. V. 199. P. 143—152.
- Landgraf, Wigger 2002 — *Landgraf R., Wigger A.* High and low anxiety-related behavior rats: an animal model of extremes in trait anxiety // *Behav Genet.* 2002. 32 (5). P. 301—314.
- Lasley 1991 — *Lasley S. M.* Roles of neurotransmitter amino acids in seizure severity and experience in the genetically epilepsy-prone rat // *Brain Res.* 1991. V. 560. № 1—2. (Sep 27), P. 63—70.
- Lazar et al. 1984 — *Lazar R. M., Davis-Lang D., Sanchez L.* The formation of visual stimulus equivalence in children // *J. of the Exper. Analysis of Behav.* 1984. V. 41. P. 251—266.
- Lazareva et al. 2001 — *Lazareva O. F., Smirnova A. A., Rayevsky V. V., Zorina Z. A.* Hooded crows solve a transitive inference problem cognitively // *Animal Welfare.* 2001. V. 10. P. 219—231.
- Lazareva et al. 2004 — *Lazareva O. F., Smirnova A. A., Bagozkaja M. S., Zorina Z. A., Rayevsky V. V., Wasserman E. A.* Transitive responding in hooded crows requires linearly ordered stimuli // *J. of the Exper. Analysis of Behav.* 2004. V. 82. P. 1—19.
- Lazareva et al. 2008 — *Lazareva O. F., Miner M., Wasserman E. A., Yuong M. E.* Multiple — pair training enhances transposition in pigeon // *Learning and Behaviour.* 2008. V. 36 (3). P. 174—187.
- Lazareva, Wasserman 2006 — *Lazareva O. F., Wasserman E. A.* Effect of stimulus orderability and reinforcement history on transitive responding in pigeons // *Behavioural Processes.* 2006. V. 72. P. 161—172.
- Lazareva, Wasserman 2008 — *Lazareva O. F., Wasserman E. A.* Categories and concepts in animals // *Menzel R. (ed.). Learning Theory and Behavior.* V. 1. Oxford Elsevier. 2008. P. 197—226.
- Lefebvre et al. 1996 — *Lefebvre L., Palameta B., Hatch K. K.* Is groupliving associated with social learning? A comparative test of a gregarious and a territorial columbid // *Behaviour.* 1996. V. 133. P. 241—261.
- Lefebvre, Bouchard 2003 — *Lefebvre L., Bouchard J.* Social learning about food in birds // *Fragaszy D. M., Perry S. (eds). The Biology of Traditions.* Cambridge: Cambridge University Press, 2003. P. 94—126.
- Leitinger et al. 1994 — *Leitinger B., Poletaeva I. I., Wolfer D. P., Lipp H. P.* Swimming navigation, open-field activity, and extrapolation behavior of two inbred mouse strains with Robertsonian translocation of chromosomes 8 and 17 // *Behav Genet.* 1994. May; 24 (3). P. 273—284.

- Lent, Dickinson 1984 — *Lent C. M., Dickinson M. H.* Serotonin integrates feeding behaviour of the medicinal leech // *J. Comp. Physiol. (A)*. 1984. V. 154. P. 457—471.
- Leutgeb et al. 2005 — *Leutgeb S., Leutgeb J. K., Moser M. B., Moser E. I.* Place cells, spatial maps and the population code for memory // *Curr Opin Neurobiol*. 2005. Dec; 15 (6). P. 738—746.
- Lewejohann et al. 2004 — *Lewejohann L., Skryabin B. V., Sachser N., Prehn C., Heiduschka P., Thanos S., Jordan U., Dell'Omo G., Vyssotski A. L., Pleskacheva M. G., Lipp H. P., Tiedge H., Brosius J., Prior H.* Role of a neuronal small non-messenger RNA: behavioural alterations in BC1 RNA-deleted mice // *Behav Brain Res*. 2004. Sep 23; 154 (1). P. 273—289.
- Lewejohann et al. 2010 — *Lewejohann L., Pickel T., Sachser N., Kaiser S.* Wild genius — domestic fool? Spatial learning abilities of wild and domestic guinea pigs // *Front. Zoology*. 2010. V. 7. P. 9.
- Li et al. 2007 — *Li W.-C., Sautois B., Roberts A., Soffe S. R.* Reconfiguration of a Vertebrate Motor Network: Specific Neuron Recruitment and Context-Dependent Synaptic Plasticity // *J. Neurosci*. 2007. V. 27. P. 12267—12276.
- Liang, Seyfried 2001 — *Liang D., Seyfried T. N.* Genes differentially expressed in the kindled mouse brain // *Brain Res Mol Brain Res*. 2001. V. 96. № 1—2. P. 94—102.
- Liebsch et al. 1998 — *Liebsch G., Montkowski A., Holsboer F., Landgraf R.* Behavioural profiles of two Wistar rat lines selectively bred for high or low anxiety-related behaviour // *Behav. Brain Res*. 1998. 94 (2). P. 301—310.
- Light et al. 2010 — *Light K. R., Kolata S., Wass C., Denman-Brice A., Zagalsky R., Matzel L. D.* Working memory training promotes general cognitive abilities in genetically heterogeneous mice // *Curr Biol*. 2010. 20 (8). P. 777—782.
- Light et al. 2011 — *Light K. R., Grossman H., Kolata S., Wass C., Matzel L. D.* General learning ability regulates exploration through its influence on rate of habituation // *Behav Brain Res*. 2011. 23 (2). P. 297—309.
- Lints et al. 1980 — *Lints C. E., Willott J. F., Sze P. Y., Nenja L. H.* Inverse relationship between whole brain monoamine levels and audiogenic seizure susceptibility in mice: failure to replicate // *Pharmacol Biochem Behav*. 1980. V. 12. № 3. P. 385—358.
- Lionello-DeNolf 2009 — *Lionello-DeNolf K. M.* The Search for Symmetry: 25 Years in Review // *Learn Behav*. 2009. 37 (2). P. 188—203.
- Lipp et al. 1989 — *Lipp H. P., Schwegler H., Crusio W. E., Wolfer D. P., Leisinger-Trigona M. C., Heimrich B., Driscoll P.* Using genetically-defined rodent strains for the identification of hippocampal traits relevant for two-way avoidance behavior: a non-invasive approach // *Experientia*. 1989. Sep 15; 45 (9). P. 845—859. Review.
- Lipp et al. 1996 — *Lipp H P., Collins R. L., Hausheer-Zarmakupi Z., Leisinger-Trigona M. C., Crusio W. E., Nosten-Bertrand M., Signore P., Schwegler H., Wolfer D. P.* Paw preference and intra-infrapyramidal mossy fibers in the hippocampus of the mouse // *Behav Genet*. 1996. 26 (4). P. 379—390.

- Lipp et al. 2001 — *Lipp H. P., Pleskacheva M. G., Gossweiler H. et al.* A large outdoor radial maze for comparative studies in birds and mammals // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2001. V. 25. № 1. P. 83—99.
- Lipp, Wolfer 1995 — *Lipp H.P., Wolfer D. P.* New paths towards old dreams: microphrenology or the study of intact brains in intact worlds // *Alleva E., Fasolo A., Lipp H.-P., Nadel L., Ricceri L.* (eds). *Behavioural brain research in naturalistic and semi-naturalistic settings: possibilities and perspectives.* Dordrecht: Kluwer, 1995. P. 1—39.
- Lipp, Wolfer 1998 — *Lipp H.P., Wolfer D. P.* Genetically modified mice and cognition // *Curr Opin Neurobiol.* 1998. 8 (2). P. 272—280. Review.
- Liu et al. 2003 — *Liu X. Z., Ouyang X. M., Xia X. J., Zheng J., Pandya A., Li F., Li Lin Du I., Katherine O., Welch K. O., Petit C., Richard J. H., Smith R. J. H., Bradley T., Webb B. T., Yan D., Arnos K. S., Corey D., Dallos P., Nance W. E., Chen Z. Y.* Prestin, a cochlear motor protein, is defective in non-syndromic hearing loss // *Hum. Mol. Genet.* 2003. V. 12. № 10. P. 1155—1162.
- Liu et al. 2009 — *Liu X.-Q., Sheng R., Qin Z.-H.* The neuroprotective mechanism of brain ischemic preconditioning // *Acta Pharmacologica Sinica.* 2009. V. 30. P. 1071—1080.
- Lombardi 2008 — *Lombardi C. M.* Matching and oddity relational learning by pigeons (*Columba livia*): transfer from color to shape // *Animal Cognition.* 2008. V. 11. P. 67—74.
- Lopez-Aumatell et al. 2009 — *Lopez-Aumatell R., Vicens-Costa E., Guitart-Maasis M., Martinez-Membrives E., Valdar W., Johannesson M. et al.* Unlearned anxiety predicts learned fear: a comparison among heterogeneous rats and the Roman rat strains // *Behav Brain Res.* 2009. V. 202. P. 92—101.
- Lorenz 1935 — *Lorenz K.* Der Kumpan in der Umwelt des Vogels // *J. für Ornithologie.* 1935. Bd 83. Heft 2. S. 137—213; Heft 3. S. 289—413.
- Lorenz 1937 — *Lorenz K.* Über die Bildung des Instinkt Begriffes // *Naturwissenschaften.* 1937. Bd 25. S. 289—300, 307—318.
- Lorenz 1963 — *Lorenz K.* Das sogenannte Böse: Zur Naturgeschichte der Aggression. Wien: Dr. G. Borotha-Schoeler Verlag, 1963.
- Lorenz 1966 — *Lorenz K.* On aggression. London: Methuen, 1966.
- Loureiro et al. 2012 — *Loureiro M., Lecourtier L., Engeln M., Lopez J., Cosquer B., Geiger K., Kelche C., Cassel J. C., Pereira D. V.* The ventral hippocampus is necessary for expressing a spatial memory // *Brain Struct. Funct.* 2012. 217 (1). P. 93—106.
- Lu et al. 2012 — *Lu L., Rosen G. D., Williams R. W.* Genetic architecture supports mosaic brain evolution and independent brain-body size regulation // *Nat. Commun.* 2012. 3. 1079. doi: 10.1038/ncomms 2086.
- Lyn et al. 2011a — *Lyn H., Greenfield P. M., Savage-Rumbaugh E. S.* Semiotic combinations in Pan: A comparison of communication in a chimpanzee and two bonobos // *Journal: First Language.* 2011. V. 31. № 3. P. 300—325. 2011/ DOI: 10.1177/0142723710391872.
- Lyn et al. 2011b — *Lyn H., Greenfield P. M., Savage-Rumbaugh S., Gillespie-Lynch K., Hopkins W. D.* Nonhuman primates do declare! A comparison of declarative sym-

- bol and gesture use in two children, two bonobos, and a chimpanzee // *Language and Communication*. 2001. 31. P. 63–74. DOI: 10.1016/j.langcom.2010.11.001.
- Mackintosh 1988 — *Mackintosh N. J.* Approaches to the study of animal intelligence // *British Journal of Psychology*. 1988. V. 79. P. 509–525.
- Mackintosh 2000 — *Mackintosh N. J.* Abstraction and discrimination // *Heyes C., Huber L.* (eds). *The Evolution of Cognition*. A Bradford Book: The MIT Press, 2000. P. 123–143. (The Vienna Series in Theoretical Biology.)
- Madden 2008 — *Madden J. R.* Do bowerbirds exhibit cultures? // *Animal Cognition*. 2008. V. 11. P. 1–12.
- Mahendrasingam et al. 2010 — *Mahendrasingam S., Beurq M., Fettiplace R., Hackney C. M.* (2010). The ultrastructural distribution of prestin in outer hair cells: a post-embedding immunogold investigation of low-frequency and high-frequency regions of the rat cochlea // *Eur. J. Neurosci*. 2010. V. 31. P. 1595–1605.
- Maier 1929 — *Maier N. R. T.* Reasoning in white rats // *Comp. Psychol. Monographs*. 1929. № 6. № 1929. P. 1–93.
- Manukhina et al. 2006 — *Manukhina E. B., Downey H. F., Mallet R. T.* Role of nitric oxide in cardiovascular adaptation to intermittent hypoxia // *Exp. Biol. Med.* 2006. V. 231. P. 343–365.
- Markina et al. 2001 — *Markina N. V., Salimov R. M., Poletaeva I. I.* Behavioral screening of two mouse lines selected for different brain weight // *Prog Neuropsychopharmacol Biol Psychiatry*. 2001. V. 25. № 5. P. 1083–1109.
- Marsh 1967 — *Marsh G.* Relational learning in the pigeon // *J. of Comp. and Physiol. Psychol.* 1967. V. 64 (3). P. 519–521.
- Martín-Ordás et al. 2012 — *Martín-Ordás G., Joek F., Call J.* (2012). Barriers and traps: great apes' performance in two functionally equivalent tasks // *Animal Cognition*. 2012. 15. P. 1007–1013.
- Masada et al. 2001 — *Masada T., Hua Y., Xi G., Ennis S. R., Keep R. F.* Attenuation of ischemic brain edema and cerebrovascular injury after ischemic preconditioning in the rat // *J. Cereb. Blood Flow Metab.* 2001. V. 21. P. 22–33.
- Matsumoto et al. 2008 — *Matsumoto M., Straub R. E., Marengo S., Nicodemus K. K., Matsumoto S. et al.* The evolutionarily conserved G protein-coupled receptor SREB2/GPR85 influences brain size, behavior, and vulnerability to schizophrenia // *PNAS*. 2008. V. 105. P. 6133–6138.
- Matsuzawa 2002 — *Matsuzawa T.* Chimpanzee Ai and her son Ayumu: An episode of education by master-apprenticeship // *Bekoff M., Allen C., Burghardt G.* (eds). *The Cognitive Animal*. Cambridge: The MIT Press, 2002. P. 189–195.
- Matsuzawa 2003 — *Matsuzawa T.* The Ai project: historical and ecological contexts // *Animal Cognition*. 2003. V. 6. № 4. P. 199–211.
- Matzel et al. 2008 — *Matzel L. D., Babiarczy J., Townsend D. A., Grossman H. C., Grunmet M.* Neuronal cell adhesion molecule deletion induces a cognitive and behavioral phenotype reflective of impulsivity Genes // *Brain and Behav.* 2008. V. 7. P. 470–480.
- Matzel et al. 2011 — *Matzel L. D., Light K. R., Wass C., Colas-Zelin D., Denman-Brice A., Waddell A. C., Kolata S.* Longitudinal attentional engagement rescues

- mice from age-related cognitive declines and cognitive inflexibility // *Learn Mem.* 2011. 18 (5). P. 345—356.
- Matzel, Kolata 2010 — *Matzel L. D., Kolata S.* Selective attention, working memory, and animal intelligence // *Neurosci Biobehav Rev.* 2010. Jan; 34 (1). P. 23—30.
- McGrew 2003 — *McGrew W. C.* The Cultured Chimpanzee: Reflections on Cultural Primatology. Cambridge: Cambridge Univ. Press., 2003.
- McGrew 1987 — *McGrew W. C.* Tools to get food: the subsistence of the Tasmanian Aborigines and Tanzanian chimpanzees compared // *J. of Anthropological Research.* 1987. V. 43. P. 247—258.
- McGrew 2008 — *McGrew W. C.* Reflections on progress in cultural primatology // *Вестник НГУ. Сер. «Психология».* 2008. Т. 2. № 2. С. 42—50.
- McGrew 2010 — *McGrew W. C.* In search of the last common ancestor: new findings on wild chimpanzees // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2010. V. 365. P. 3267—3276.
- McHugh et al. 2011 — *McHugh S. B., Fillenz M., Lowry J. P., Rawlins J. N., Banerman D. M.* Brain tissue oxygen amperometry in behaving rats demonstrates functional dissociation of dorsal and ventral hippocampus during spatial processing and anxiety // *Eur. J. Neurosci.* 2011. 33 (2). P. 322—337.
- McMillan, White 2004 — *McMillan D. R., White P.* Loss of the transmembrane and cytoplasmic domains of the very large G-protein-coupled receptor-1 (VLGR1 or Mass1) causes audiogenic seizures in mice // *Mol. Cell. Neurosci.* 2004. V. 26. № 2. (Jun), P. 322—329.
- Medvedev et al. 1992a — *Medvedev A. E., Gorkin V. Z., Fedotova I. B., Semiokhina A. F., Glover V., Sandler M.* Increase of brain endogenous monoamine oxidase inhibitory activity (tribulin) in experimental audiogenic seizures in rats: evidence for a monoamine oxidase A inhibiting component of tribulin // *Biochem. Pharmacol.* 1992. V. 44. № 6. (Sep 25), P. 1209—1210.
- Medvedev et al. 1992b — *Medvedev A. E., Rajgorodskaya D. I., Gorkin V. Z., Fedotova I. B., Semiokhina A. F.* The role of lipid peroxidation in the possible involvement of membrane-bound monoamine oxidases in gamma-aminobutyric acid and glucosamine deamination in rat brain. Focus on chemical pathogenesis of experimental audiogenic epilepsy // *Mol. Chem. Neuropathol.* 1992. V. 16. № 1—2. (Feb-Apr), P. 187—201.
- Meldrum, Nilsson 1976 — *Meldrum B. S., Nilsson B.* Cerebral blood flow and metabolic rate early and late in prolonged epileptic seizures induced in rats by bicuculline // *Brain.* 1976. V. 99. № 3. P. 523—542.
- Meloni et al. 2008 — *Meloni E. G., Reedy C. L., Cohen B. M., Carlezon W. A. Jr.* Activation of raphe efferents to the medial prefrontal cortex by CRF; correlation with anxiety-like behavior // *Biol Psych.* 2008. V. 63. № 9. P. 832—839.
- Mendes et al. 2007 — *Mendes N., Hanus D., Call J.* Raising the level: orangutans use water as a tool // *Biol. Lett.* 2007. № 3. P. 453—455.
- Menzel 1973 — *Menzel E. W.* Chimpanzee spatial memory // *Science.* 1973. V. 182. P. 943—945.
- Merrill et al. 2005 — *Merrill M. A., Clough R. W., Jobe P. C., Browning R. A.* Brainstem seizure severity regulates forebrain seizure expression in the audiogenic kindling model // *Epilepsia.* 2005. V. 46. № 9. (Sep). P. 1380—1388.

- Middlesworth, Norris 1980 — *Middlesworth L. V., Norris C. H.* Audiogenic seizures and cochlear damage in rats after perinatal antithyroid treatment // *Endocrinology*. 1980. V. 106. P. 1686—1690.
- Midzyanovskaia et al. 2004 — *Midzyanovskaia I. S., Kuznetsova G. D., Vinogradova L. V., Shatskova A. B., Coenen A. M., van Luijcklaar G.* Mixed forms of epilepsy in a subpopulation of WAG/Rij rats // *Epilepsy Behav.* 2004. V. 5. № 5. (Oct), P. 655—661.
- Milhaud et al. 2002 — *Milhaud J. M., Halley H., Lassalle J. M.* Two QTLs located on chromosomes 1 and 5 modulate different aspects of the performance of mice of the B x D Ty RI strain series in the Morris navigation task // *Behav Genet.* 2002. 32 (1). P. 69—78.
- Millan et al. 1988 — *Millan M. H., Meldrum B. S., Boersma C. A., Faingold C. L.* Excitant amino acids and audiogenic seizures in the genetically epilepsy prone rat. II. Efferent seizure propagating pathway // *Exp. Neurol.* 1988. V. 99. P. 687—698.
- Mills, Savage 1988 — *Mills S. A., Savage D. D.* Evidence of hypothyroidism in the genetically epilepsy-prone rat // *Epilepsy Res.* 1988. V. 2. № 2. P. 102—110.
- Misawa et al. 2002 — *Misawa H., Sherr E. H., Lee D. J., Chetkovich D. M., Tan A., Schreiner C. E., Bredt D. S.* Identification of a monogenic locus (*jams1*) causing juvenile audiogenic seizures in mice // *J. Neurosci.* 2002. V. 22. № 23. P. 10088—10093.
- Möhler 2007 — *Möhler H.* Molecular regulation of cognitive functions and developmental plasticity: impact of GABAA receptors // *J. Neuroch.* 2007. 102. P. 1—12.
- Möhler 2009 — *Möhler H.* Role of GABAA receptors in cognition // *Biochem. Soc. Trans.* 2009. 37 (6). P. 1328—1333.
- Molnar et al. 2000 — *Molnar L. R., Fleming W. W., Taylor D. A.* Alterations in neuronal gamma-aminobutyric acid-a receptor responsiveness in genetic models of seizure susceptibility with different expression patterns // *J. Pharm. Experim. Therap.* 2000. V. 295. № 3. P. 1258—1266.
- Moraes et al. 2005 — *Moraes M. F. D., Chavalita M., Mishra P. K., Jobe P. C., Garcia-Cairasco N.* A comprehensive electrographic and behavioral analysis of generalized tonic-clonic seizures of GEPR9s // *Brain Res.* 2005. V. 1033. P. 1—12.
- Morris 1981 — *Morris R. G.* Spatial localization does not require the presence of local cues // *Learning and Motivation.* 1981. V. 12. P. 239—260.
- Morris 2007 — *Morris R. G.* Theories of hippocampal function // *Andersen P., Morris R., Amaral D., Bliss T., O'Keefe J.* (eds). *The hippocampus book*. N. Y.: Oxford University Press, 2007. P. 581—714.
- Morris et al. 1982 — *Morris R. G., Garrud P., Rawlins J. N., O'Keefe J.* Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions // *Nature*. 1982. 297 (5868). P. 681—683.
- Moruzzi, Magoun 1949 — *Moruzzi G., Magoun H. W.* Brain stem reticular formation and activation of the EEG // *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 1949. V. 1. № 4. P. 455—473.
- Moser et al. 1993 — *Moser E. I., Moser M. B., Andersen P.* Spatial learning impairment parallels the magnitude of dorsal hippocampal lesions, but is hardly present following ventral lesions // *J. Neurosci.* 1993. 13 (9). P. 3916—3925.

- Moser et al. 1995 — *Moser M. B., Moser E. I., Forrest E., Andersen P., Morris R. G.* Spatial learning with a minislab in the dorsal hippocampus // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 1995. 92 (21). P. 9697—9701.
- Moser et al. 2008 — *Moser E. I., Kropff E., Moser M. B.* Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system // *Annu. Rev. Neurosci.* 2008. 31. P. 69—89.
- Moser, Moser 1998 — *Moser M. B., Moser E. I.* Functional differentiation in the hippocampus // *Hippocampus*. 1998. 8 (6). P. 608—619.
- Mountcastle 1957 — *Mountcastle V. B.* Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex // *J. Neurophysiol.* 1957. Jul; 20 (4). P. 408—434.
- Mountcastle 1978 — *Mountcastle V. B.* Brain mechanisms for directed attention // *J. R. Soc. Med.* 1978. Jan; 71 (1). P. 14—28.
- Mountcastle 1997 — *Mountcastle V. B.* The columnar organization of the neocortex // *Brain*. 1997. Apr; 120 (Pt 4). P. 701—722. Review.
- Muhia et al. 2010 — *Muhla M., Yee B. K., Feldon J., Markopoulos F., Knuesel I.* Disruption of hippocampus regulated behavioural and cognitive processes by heterozygous constitutive deletion of SynGAP // *Eur. J. Neurosci.* 2010. 31 (3). P. 529—543.
- Mulley et al. 2003 — *Mulley J. C., Scheffer I. E., Petrou S., Berkovic S. F.* Channelopathies as a genetic cause of epilepsy // *Curr Opin Neurol.* 2003. V. 16. № 2. (Apr). P. 171—176.
- N'Gouemo et al. 2009 — *N'Gouemo P., Faingold C. L., Morad M.* Calcium channel dysfunction in inferior colliculus neurons of the genetically epilepsy-prone rat // *Neuropharm.* 2009. V. 56. № 3. P. 65—75.
- N'Gouemo et al. 2010 — *N'Gouemo P., Yasuda R., Faingold C. L.* Seizure susceptibility is associated with altered protein expression of voltage-gated calcium channel subunits in inferior colliculus neurons of the genetically epilepsy-prone rat // *Brain Res.* 2010. V. 1308. (Jan 13), P. 153—157.
- N'Gouemo, Faingold 1996 — *N'Gouemo P., Faingold C. L.* Repetitive audiogenic seizures cause an increased acoustic response in inferior colliculus neurons and additional convulsive behaviors in the genetically-epilepsy prone rat // *Brain Res.* 1996. V. 710. № 1—2. (Feb 26), P. 92—96.
- N'Gouemo, Faingold 1998 — *N'Gouemo P., Faingold C. L.* Periaqueductal gray neurons exhibit increased responsiveness associated with audiogenic seizures in the genetically epilepsy-prone rat // *Neuroscience*. 1998. V. 84. № 2. P. 619—625.
- N'Gouemo, Faingold 1999 — *N'Gouemo P., Faingold C. L.* The periaqueductal grey is a critical site in the neuronal network for audiogenic seizures: modulation by GABA(A), NMDA and opioid receptors // *Epilepsy Res.* 1999. V. 35. № 1. (May), P. 39—46.
- N'Gouemo, Morad 2003 — *N'Gouemo P., Morad M.* Voltage-gated calcium channels in adult rat inferior colliculus neurons // *Neurosci.* 2003. V. 120. № 3. P. 815—826.
- Nadel 1968 — *Nadel L.* Dorsal and Ventral Hippocampal Lesions and Behavior // *Physiology and Behavior*. 1968. 3. P. 891—900.

- Nakamura et al. 2006 — *Nakamura H., Katsumata T., Nishiyama Y., Otori T., Katsura K., Katayama Y.* Effect of ischemic preconditioning on cerebral blood flow after subsequent lethal ischemia in gerbils // *Life Sciences*. 2006. V. 78. P. 1713—1719.
- Naritoku et al. 1992 — *Naritoku D. K., Mecozzi L. B., Aiello M. T., Faingold C. L.* Repetition of audiogenic seizures in genetically epilepsy-prone rats induces cortical epileptiform activity and additional seizure behaviors // *Exp Neurol*. 1992. V. 115. № 3. (Mar), P. 317—324.
- Natale et al. 1986 — *Natale F., Antinucci F., Spinozzi G., Poti P.* Stage 6 object concept in nonhuman primate cognition: A comparison between gorilla (*Gorilla gorilla*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*) // *J. of Comparative Psychology*. 1986. V. 100. P. 335—339.
- Natale, Antinucci 1989 — *Natale F., Antinucci F.* Stage 6 object-concept and representation // *Antinucci F.* (ed.). *Cognitive structure and development in nonhuman primates*. Hillsdale (NJ): Erlbaum, 1989. P. 97—112.
- Nauta 1972 — *Nauta W. J.* Neural associations of the frontal cortex // *Acta Neurobiol Exp (Wars)*. 1972. 32 (2). P. 125—140.
- Nealen, Ricklefs 2001 — *Nealen P. M., Ricklefs R. E.* Early diversification of the avian brain: body relationship // *J. of Zoology*. 2001. V. 253. P. 391—404.
- Nehlig et al. 1995 — *Nehlig A., Vergnes M., Hirsch E., Boyet S., Kozjel V., Marescaux C.* Mapping of cerebral blood flow changes during audiogenic seizures in Wistar rats: effect of kindling // *J. Cereb. Blood Flow Metab*. 1995. V. 15. № 2. P. 259—269.
- Neumann, Collins 1991 — *Neumann P. E., Collins R. L.* Genetic dissection of susceptibility to audiogenic seizures in inbred mice // *Proc. Natl. Acad. Sci*. 1991. V. 88. P. 5408—5412.
- Neumann, Collins 1992 — *Neumann P. E., Collins R. L.* Confirmation of the influence of a chromosome 7 locus on susceptibility to audiogenic seizures // *Mamm Genome*. 1992. V. 3. № 5. P. 250—253.
- Neumann, Landgraf 2012 — *Neumann I. D., Landgraf R.* Balance of brain oxytocin and vasopressin: implications for anxiety, depression, and social behaviors // *Trends Neurosci*. 2012. Nov; 35 (11). P. 649—659. doi: 10.1016/j.tins.2012.08.004. Epub 2012 Sep 11. Review.
- Neumann, Seyfried 1990 — *Neumann P. E., Seyfried T. N.* Mapping of two genes that influence susceptibility to audiogenic seizures in crosses of C57BL/6J and DBA/2J mice // *Behav Genet*. 1990. V. 20. № 2. (Mar), P. 307—323.
- Ng et al. 2001 — *Ng L., Pedraza P. E., Faris J. S., Vennström B., Curran T., Morreale de Escobar G., Forrest D.* Audiogenic seizure susceptibility in thyroid hormone receptor beta-deficient mice // *Neuroreport*. 2001. V. 12. № 11. (Aug 8), P. 2359—2362.
- Nguyen et al. 2005 — *Nguyen X. V., Masse J., Kumar A., Vijithruth R., Kulik C., Liu M., Choi D.-Y., Thomas Foster T. C., Usynin I., Bakalkin G., Bing G.* Prodynorphin knockout mice demonstrate diminished age-associated impairment in spatial water maze performance // *Behav. Brain Res.*, 2005. V. 161. P. 254—262.
- O'Keefe, Nadel 1978 — *O'Keefe J., Nadel L.* The hippocampus as a cognitive map. Oxford University Press Behavioral and Brain Sciences, 1978. P. 543.

- Oades 1985 — *Oades R. D.* The role of noradrenaline in tuning and dopamine in switching between signals in the CNS // *Neurosci Biobehav Rev.* 1985. Summer; 9 (2). P. 261—282.
- Obozova et al. 2010a — *Obozova T., Smirnova A., Zorina Z.* An investigation of cognitive abilities of the Glaucous-winged Gull in their natural habitat: observational learning // 17th Ann. Intern. Conf. on comparative cognition. March 24—27, 2010. Melbourne (FL, USA), 2010. P. 4.
- Obozova et al. 2010b — *Obozova T. A., Smirnova A. A., Zorina Z. A.* Crossbills (*Loxia curvirostra*) Are Able to Form the «Larger Than» Concept // *Neuroscience and Behavioral Physiology.* 2010. V. 40. № 6. P. 663—669.
- Obozova et al. 2011 — *Obozova T. A., Smirnova A. A., Zorina Z. A.* Observational Learning in a Glaucous-winged Gull Natural Colony // *International J. of Comparative Psychology.* 2011. 24. P. 226—234.
- Obozova et al. 2012 — *Obozova T., Smirnova A., Zorina Z.* Relational Learning in Glaucous-Winged Gulls (*Larus glaucescens*) // *The Spanish J. of Psychology.* 2012. V. 15. № 3. P. 873—880. ISSN 1138-7416 http://dx.doi.org/10.5209/rev_SJOP.2012.v15.n3.39380.
- Obozova, Zorina 2011 — *Obozova T., Zorina Z.* 2011. Great Grey Owls do not comprehend the functional role of the string in string-pulling tasks // 18th Annual international conference on comparative cognition. Melbourne (USA, FL), 2—5 May 2011. P. 14.
- Obozova, Zorina 2013 — *Obozova T. A., Zorina Z. A.* Do Great Grey Owls Comprehend Means—end Relationships? // *International J. of Comparative Psychology.* 2013. № 26. P. 199—203.
- O'Keefe, Conway 1978 — *O'Keefe J., Conway D. H.* Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire // *Exp Brain Res.* 1978. Apr 14; 31 (4). P. 573—590.
- Obrenovitch 2008 — *Obrenovitch T. P.* Molecular physiology of preconditioning — induced brain tolerance to ischemia // *Physiol. Rev.* 2008. V. 88. № 1. P. 211—247.
- Oden et al. 2001 — *Oden D. L., Thompson R. K. R., Premack D.* Can an ape reason analogically? Comprehension and production of analogical problems by Sarah, a Chimpanzee (*Pan troglodytes*) // *Gentner D., Holyoak K. J., Kokinov B. N.* (eds). *Analogy: Theory and phenomena.* Cambridge (MA): MIT Press, 2001. P. 472—497.
- Ohno 1970 — *Ohno S.* Evolution by gene duplication. Berlin; N. Y., 1970.
- Olthof et al. 1997 — *Olthof A., Iden C. M., Roberts W. A.* Judgments of ordinality and summation of number symbols by squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) // *J. Exptl. Psychol. Anim. Behav. Proc.* 1997. V. 23. № 3. P. 325—339.
- Olton et al. 1978 — *Olton D. S., Walker J. A., Gage F. H.* Hippocampal connections and spatial discrimination // *Brain Research.* 1978. 139 (2). P. 295—308.
- Olton et al. 1981 — *Olton D. S., Handlemann G. E., Walker J. A.* Spatial memory and food searching strategies // *Kamil A. C., Sargent T. D.* (eds). *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches.* N. Y.: Garland STPM Press, 1981. P. 333—354.

- Olton, Samuelson 1976 — *Olton D. S., Samuelson R. J.* Remembrance of places passed: spatial memory in rats // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Proc.* 1976. V. 2. P. 97—116.
- Onat et al. 2007 — *Onat F. Y., Aker R. G., Gurbanova A. A., Ateş N., van Luijckelaar G.* The effect of generalized absence seizures on the progression of kindling in the rat // *Epilepsia*. 2007. V. 48. Suppl 5. P. 150—156.
- Onodera et al. 1992 — *Onodera K., Tuomisto L., Tacke U., Airaksinen M.* Strain differences in regional brain histamine levels between genetically epilepsy-prone and resistant rats // *Methods Find Exp Clin Pharmacol*. 1992. V. 14. № 1. P. 13—16.
- Orenstein 1972 — *Orenstein R. I.* Tool-use by the New Caledonian Crow (*Corvus moneduloides*) // *Auk*. 1972. V. 9. № 3. P. 674—676.
- Pacey et al. 2009 — *Pacey L. K., Heximer S. P., Hampson D. R.* Increased GABAB Receptor-Mediated Signaling Reduces the Susceptibility of Fragile X Knockout Mice to Audiogenic Seizures // *Mol. Pharmacol*. 2009. V. 76. P. 18—24.
- Pan, Sacagami 2012 — *Pan X., Sakagami M.* Category representation and generalization in the prefrontal cortex // *Eur J Neurosci*. 2012. Apr; 35 (7). P. 1083—1091.
- Pandolfo et al. 2012 — *Pandolfo P., Machado N. J., Köfalvi A., Takahashi R. N., Cunha R. A.* Caffeine regulates frontocorticostratial dopamine transporter density and improves attention and cognitive deficits in an animal model of attention deficit hyperactivity disorder // *Eur Neuropsychopharmacol*. 2012. May 4.
- Paratore et al. 2006 — *Paratore S., Alessi E., Coffa S., Torrisi A., Mastrobuono F., Cavallaro S.* Early genomics of learning and memory: a review // *Genes Brain Behav*. 2006. Apr; 5 (3). P. 209—221. Review.
- Parker, Gibson 1977 — *Parker S. T., Gibson K. R.* Object manipulation, tool-use and sensory motor intelligence as feeding adaptations in Cebus monkeys and Great apes // *J. Hum. Evol.* 1977. V. 6. P. 623—641.
- Partyka et al. 2007 — *Partyka A., Kłodzińska A., Szewczyk B., Wierońska J. M., Chojnacka-Wójcik E., Librowski T., Filipiek B., Nowak G., Pilc A.* Effects of GABAB receptor ligands in rodent tests of anxiety-like behavior // *Pharmacol Rep*. 2007. Nov-Dec; 59 (6). P. 757—762.
- Passino et al. 2002 — *Passino E., Middei S., Restivo L., Bertaina-Anglade V., Ammassari-Teule M.* Genetic approach to variability of memory systems: analysis of place vs. response learning and fos-related expression in hippocampal and striatal areas of C57BL/6 and DBA/2 mice // *Hippocampus*. 2002. V. 12. P. 63—75.
- Patil et al. 2009 — *Patil S. S., Sunyer B., Höger H., Lubec G.* Evaluation of spatial memory of C57BL/6J and CD1 mice in the Barnes maze, the Multiple T-maze and in the Morris water maze // *Behav Brain Res*. 2009. V. 198. № 1.
- Pattij et al. 2007 — *Pattij T., Janssen M. G., Loos M., Smit A. B., Schoffelman A. N., van Gaalen M. M.* Strain specificity and cholinergic modulation of visuospatial attention in three inbred mouse strains // *Genes Brain Behav*. 2007. 6 (6). P. 579—587.
- Peirce et al. 2003 — *Peirce J. L., Chesler E. J., Williams R. W., Lu L.* Genetic architecture of the mouse hippocampus: identification of gene loci with selective regional effects // *Genes, Brain and Behav*. 2003. V. 2. P. 238—252.

- Penfield 1972 — *Penfield W.* The electrode, the brain and the mind // *Z Neurol.* 1972. 201 (4). P. 297—309..
- Penny et al. 1983 — *Penny J. E., Brown R. D., Hodges K. B., Kupetz S. A., Glenn D. W., Jobe P. C.* Cochlear morphology of the audiogenic-seizure susceptible (AGS) or genetically epilepsy prone rat (GEPR) // *Acta Otolaryngol.* 1983. V. 95. № 1—2. P. 1—12.
- Pepperberg 1981 — *Pepperberg I. M.* Functional vocalizations by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*) // *Zeitschrift für Tierpsychologie.* 1981. Bd 55. S. 139—160.
- Pepperberg 1987 — *Pepperberg I. M.* Acquisition of the same / different concept by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*): Learning with respect to categories of color, shape, and material // *Anim. Learn. Behav.* 1987. V. 15. P. 423—432.
- Pepperberg 1994 — *Pepperberg I. M.* Evidence for numerical competence in an African gray parrot (*Psittacus erithacus*) // *J. of Comparative Psychology.* 1994. V. 108. P. 36—44.
- Pepperberg 1999 — *Pepperberg I. M.* The Alex Studies. Cambridge (MA); London: Harvard Univ. Press, 1999.
- Pepperberg 2006a — *Pepperberg I. M.* Ordinality and inferential abilities of a Grey Parrot (*Psittacus erithacus*) // *J. Comp. Psychol.* 2006. V. 120. P. 205—216.
- Pepperberg 2006b — *Pepperberg I. M.* Grey parrot (*Psittacus erithacus*) numerical abilities: Addition and further experiments on a zero-like concept // *J. Comp. Psychol.* 2006. V. 120. P. 1—11.
- Pepperberg 2007 — *Pepperberg I. M.* Grey parrots do not always ‘parrot’: Phonological awareness and the creation of new labels from existing vocalizations // *Language Sciences.* 2007. V. 29. P. 1—13.
- Pepperberg 2009 — *Pepperberg I. M.* Alex and me: How a Scientist and a Parrot Uncovered a Hidden World of Animal Intelligence and Formed a Deep Bond in the Process. N. Y.: Harper Collins Publ., 2009.
- Pepperberg, Gordon 2005 — *Pepperberg I. M., Gordon J. D.* Number Comprehension by a Grey Parrot (*Psittacus erithacus*), Including a Zero-Like Concept // *J. Comp. Psychol.* 2005. V. 119. № 2. P. 197—209.
- Piaget 1954 — *Piaget J.* The construction of reality in the child. New York: Basic Books, 1954.
- Pickens, Holland 2004 — *Pickens C. L., Holland P. C.* Conditioning and cognition // *Neurosci Biobehav Rev.* 2004. Nov; 28 (7). P. 651—661. Review
- Pierson, Li 1996 — *Pierson M., Li D.* Cochlear integrity in rats with experimentally induced audiogenic seizure susceptibility // *Hear. Res.* 1996. V. 101. № 1—2. (Nov 1). P. 7—13.
- Pierson, Snyder-Keller 1994 — *Pierson M., Snyder-Keller A.* Development of frequency-selective domains in inferior colliculus of normal and neonatally noise-exposed rats // *Brain Res.* 1994. V. 636. № 1. (Feb 4). P. 55—67.
- Pierson, Swann 1991 — *Pierson M. G., Swann J.* Ontogenetic features of audiogenic seizure susceptibility induced in immature rats by noise // *Epilepsia.* 1991. V. 32. P. 1—9.
- Pleskacheva 2009 — *Pleskacheva M. G.* Behavior and spatial learning in radial mazes in birds // *Neurosci. Behav. Physiol.* 2009. V. 39. P. 725—739.

- Pleskacheva et al. 2000 — *Pleskacheva M. G., Wolfer D. P., Kupriyanova I. F., Nikolenko D. L., Scheffrahn H., Dell'Omo G., Lipp H. P.* Hippocampal mossy fibers and swimming navigation learning in two vole species occupying different habitats // *Hippocampus*. 2000. 10 (1). P. 17—30.
- Pleskacheva et al. 2004 — *Pleskacheva M. G., Kuptsov P. A., Voronkov D. N., Dell'Omo G., Lipp H.-P.* Pigeons in a giant radial maze // *FENS Forum Abstracts* 2, A182.10. 2004.
- Plotnik et al. 2006 — *Plotnik J. M., de Waal F. B. M., Reiss D.* Self-recognition in an Asian elephant // *PNAS*. 2006. V. 103. P. 17053—17057.
- Plotnikof 1963 — *Plotnikof N. A.* A neuropharmacological study of escape from audiogenic seizures // *Psychopharmacologie, neuropharmacologie et biochimie de la crise audiogene*. 1963. CNRS, Paris, VIII.
- Podgorna, Brown 2002 — *Podhorna J., Brown R. E.* Strain differences in activity and emotionality do not account for differences in learning and memory performance between C57BL/6 and DBA/2 mice // *Genes Brain Behav*. 2002. 1 (2). P. 96—110.
- Poletaeva et al. 1993 — *Poletaeva I. I., Popova N. V., Romanova L. G.* Genetic aspects of animal reasoning // *Behav Genet*. 1993. 23 (5). P. 467—475.
- Poletaeva et al. 2012 — *Poletaeva I. I., Fedotova I. B., Surina N. M., Kostina Z. A.* Audiogenic seizures — biological phenomenon and experimental model of human epilepsies // *Zaid Afawi* (ed.). *Clinical and Genetic Aspects of Epilepsy*. 2012. P. 115—148.
- Pollok et al. 2000 — *Pollok B., Prior H., Gunturkun O.* Development of object permanence in food-storing magpies (*Pica pica*) // *J. Comp Psychol*. 2000. V. 114. № 2. P. 148—157.
- Ponder et al. 2008 — *Ponder C. A., Huded C. P., Munoz M. B., Gulden F. O., Gilliam T. C., Palmer A. A.* Rapid Selection response for contextual fear conditioning in a cross between c57bl/6j and a/j: behavioral, qtl and gene expression analysis // *Behav Genet*. 2008. V. 38. P. 277—291.
- Portmann 1946 — *Portmann A.* Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux. I // *Alauda*. 1946. № 14. P. 2—20.
- Portmann 1947 — *Portmann A.* Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux. II. III // *Alauda*. 1947. № 15. P. 1—15, 161—171.
- Pothuizen et al. 2005 — *Pothuizen H. H., Jongen-Relo A. L., Feldon J., Yee B. K.* Double dissociation of the effects of selective nucleus accumbens core and shell lesions on impulsive-choice behaviour and salience learning in rats // *Eur. J. Neurosci*. 2005. 22 (10). P. 2605—2616.
- Povinelli et al. 1993 — *Povinelli D. J., Rulf A. B., Landau R. R.* Self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): distribution, ontogeny, and patterns of emergence // *J. of Comparative Psychology*. 1993. V. 107. P. 347—372.
- Powell, Kelly 1975 — *Powell R. W., Kelly W.* A method for the objective study of tool-using behavior // *J. Exptl. Anal. Behav*. 1975. V. P. 249—253.
- Premack 1983 — *Premack D.* Animal cognition // *Annual Review of Psychology*. 1983. V. 34. P. 351—362.

- Premack, Premack 2003 — *Premack D., Premack A.* Original Intelligence. Unlocking the Mystery of Who We Are. N. Y.: McGraw-Hill, 2003.
- Premack, Woodruff 1978 — *Premack D., Woodruff G.* Does the chimpanzee have a theory of mind? // *Behavior and Brain Sciences*. 1978. V. 1. P. 515—526.
- Prieto-Martín et al. 2012 — *Prieto-Martín A. I., Llorens S., Pardal-Fernández J. M., Muñoz L. J., López D. E., Escribano J., Nava E., de Cabo C.* Opposite caudal versus rostral brain nitric oxide synthase response to generalized seizures in a novel rodent model of reflex epilepsy // *Life Sci*. 2012. Apr 9; 90 (13—14). P. 531—537. doi: 10.1016/j.lfs.2012.01.010. Epub 2012 Feb 2.
- Prior et al. 2008 — *Prior H., Schwarz A., Güntürkün O.* Mirror-Induced Behavior in the Magpie (*Pica pica*): Evidence of self-recognition // *PLoS Biol* 2008. V. 6. № 8. e202 P. 1642—1650 (<http://www.plosbiology.org/article/info:doi/10.1371/journal.pbio.0060202>).
- Pruetz 2006 — *Pruetz J. D.* Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal // *The Feeding ecology of great apes and other primates*. Cambridge (UK): Cambridge University Press, 2006. P. 161—182.
- Pruetz, Bertolani 2007 — *Pruetz J. D., Bertolani P.* Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, Hunt with Tools // *Current Biology*. 2007. V. 17. № 5. P. 412—417.
- Raby et al. 2007 — *Raby C. R., Alexis D. M., Dickinson A., Clayton N. S.* Planning for the future in western scrub-jays // *Nature*. 2007. V. 445. P. 919—921.
- Racay et al. 2009 — *Racay P., Chomova M., Tatarkova Z., Kaplan P., Hatok J., Dobrota D.* Ischemia-induced mitochondrial apoptosis is significantly attenuated by ischemic preconditioning // *Cell Mol. Neurobiol*. 2009. V. 29. № 6—7. P. 901—908.
- Raevsky et al. 1995 — *Raevsky K. S., Bashkatova V. G., Koudrine V. S., Malikova L. A., Vitzkova G. Yu., Semiokhina F. F., Fedotova I. B.* The content of neuromediator aminozcids and the products of lipid peroxidation in the brain of rats predisposed to audiogenic seizures // *Neurochimia*. 1995. V. 12. № 4. P. 47—55.
- Ramón y Cajal 1906 — *Ramón y Cajal S.* The structure and connexions of neurons. Nobel Lectures. 1906. (<https://wiki.brown.edu/confluence/download/attachments/7953/cajal-lecture.pdf?version=1&modificationDate=1219857632000>)
- Ramos 2009 — *Ramos J. M. J.* Remote spatial memory and the hippocampus: Effect of early and extensive training in the radial maze // *Learn. Mem*. 2009. V. 16. P. 554—563.
- Rehkämper et al. 1991 — *Rehkämper G., Frahm H. D., Zilles K.* Quantitative development of brain and brain structures in birds (Galliformes and Passeriformes) compared to that in mammals (Insectivores and Primates) // *Brain Behav. Evol*. 1991. V. 37. P. 125—143.
- Rehkämper et al. 2001 — *Rehkämper G., Frahm H., Mann M. D.* Evolutionary constraints of large telencephala. *Brain Evolution and Cognition*. Eds. Roth G., Wullimann M. N. Y., Heidelberg: John Willey and Sons; Spektrum Akademischer Verlag, 2001. P. 49—77.
- Rehkämper et al. 2008 — *Rehkämper G., Frahm H. D., Cnotka J.* Mosaic evolution and adaptive brain component alteration under domestication seen on the background of evolutionary theory // *Brain Behav Evol*. 2008. V. 71. P. 115—126.

- Reid 1982 — *Reid J.* Tool-use by rook (*Corvus frugilegus*) and its causation // *Anim. Behav.* 1982. V. 30. P. 1212—1216.
- Reigel et al. 1986 — *Reigel C. E., Dailey J. W., Jobe P. C.* The genetically epilepsy-prone rat: an overview of seizure-prone characteristics and responsiveness to anticonvulsant drugs // *Life Sci.* 1986. V. 39. № 9. P. 763—774.
- Reiner 2009 — *Reiner A.* Avian evolution: from Darwin's finches to a new way of thinking about avian forebrain organization and behavioural capabilities // *Biol. Lett.* Febr. 2009. 23. V. 5. P. 122—124.
- Reiner et al. 2004 — *Reiner A., Perkel D. J., Bruce L. L., Butler A. B., et al.* Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei // *J. Comp. Neurol.* 2004. V. 473. P. 377—414.
- Reiner et al. 2005 — *Reiner A., Yamamoto K., Karten H. J.* Organization and evolution of the avian forebrain // *Anat. Record A.* 2005. V. 287. № 1. P. 1080—1102.
- Reiss, Marino 2001 — *Reiss D., Marino L.* Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence // *PNAS.* 2001. 98. P. 5937—3942.
- Ren et al. 2007 — *Ren K., Thinschmidt J., Liu J., Ai L., Papke R. L., King M. A., Hughes J. A., Meyer E. M.* alpha7 nicotinic receptor gene delivery into mouse hippocampal neurons leads to functional receptor expression, improved spatial memory-related performance, and tau hyperphosphorylation // *Neurosci.* 2007. V. 145. № 1. P. 314—322.
- Rensch 1947 — *Rensch D.* Evolution above the species level // Columbia. N. Y., 1947.
- Rensch 1956 — *Rensch B.* Increase in learning capability with increase of brain size // *Amer. Natur.* 1956. V. 7. P. 81—96.
- Revez 1925 — *Revez G. G.* Experimental study of abstraction in monkey // *J. Comp. Psychophysiol.* 1925. V. 5. P. 293—298.
- Reznikova 2007 — *Reznikova Z.* Animal intelligence. From individual to social cognition. Cambridge University Press, 2007.
- Ribak et al. 1988 — *Ribak C. E., Byun M. Y., Ruiz G. T., Reiffenstein R. J.* Increased levels of amino acid neurotransmitters in the inferior colliculus of the genetically epilepsy-prone rat // *Epilepsy Res.* 1988. V. 2. № 1. P. 9—13.
- Ribak et al. 1994 — *Ribak C. E., Khurana V., Lien N. T.* The effect of midbrain collicular knife cuts on audiogenic seizure severity in the genetically epilepsy-prone rat // *J. Brain Res.* 1994. V. 35. P. 303—311.
- Ribak et al. 1997 — *Ribak C. E., Manio A. L., Navetta M. S., Gall C. M.* In situ hybridization for c-fos mRNA reveals the involvement of the superior colliculus in the propagation of seizure activity in genetically epilepsy-prone rats // *Epilepsy Res.* 1997. V. 26. № 3. P. 397—406.
- Ribak, Morin 1995 — *Ribak C. E., Morin C. L.* The role of the inferior colliculus in a genetic model of audiogenic seizures // *Anat. Embryol. (Berl).* 1995. V. 191. № 4. P. 279—295.
- Ricci et al. 1959 — *Ricci G., Doane B., Jasper H.* Microelectrode studies of conditioning: technique and preliminary results // *Proc. Intern. Congress of Electroencephalography and Clinical Neurophysiology.* 4-th. London, 1959. P. 401—415.

- Ricklefs 2004 — *Ricklefs R. E.* The cognitive face of avian life histories. The 2003 Margaret Morse Nice lecture // *The Wilson Bulletin. A quarterly J. of Ornithol.* 2004. V. 116. № 2. P. 119—196.
- Robertson 1980 — *Robertson H. A.* Audiogenic seizures: increased benzodiazepin receptor binding in a susceptible strain of mice // *Eur J. Pharmacol.* 1980. Robertson. 66. № 2—3. P. 249—252.
- Robertson 2009 — *Robertson B.* A celebration of the 50th anniversary of David Hubel and Torsten Wiesel's Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex // *J. Physiol.* 2009. 587 (12). P. 2721—2732.
- Roderick et al. 1973 — *Roderick T. H., Wimer R. E., Wimer C. C., Schwartzkroin B.* Genetic and phenotypic variation in weight of brain and spinal cord between inbred strains of mice // *Brain Res.* 1973. 64. P. 345—353.
- Röhrs, Ebinger 1999 — *Röhrs M., Ebinger P.* Wild is not really wild: brain weight of wild domestic mammals // *Berl Munch Tierarztl Wochenschr.*, 1999. V. 112. P. 234—238.
- Roitblat et al. (eds) 1984 — *Roitblat H. L., Bever T. G., Terrace H. S.* (eds). *Animal Cognition*. Hillsdale (NJ): Erlbaum, 1984. P. 569—590.
- Romanova et al. 1993 — *Romanova L. G., Zorina Z. A., Korochkin L. I.* A genetic, physiological, and biochemical investigation of audiogenic seizures in rats // *Behav Genet.* 1993. V. 23. № 5. P. 483—489.
- Rooijakkers et al. 2009 — *Rooijakkers E. F., Kaminski J., Call J.* Comparing dogs and great apes in their ability to visually track object transpositions // *Anim. Cogn.* 2009. V. 12. № 6. P. 789—796.
- Rosenzweig, Bennet 1996 — *Rosenzweig M. R., Bennet E. L.* Psychobiology of plasticity: effects of training and experience on brain and behaviour // *Behav. Brain Res.* 1996. V. 78. P. 57—65.
- Ross, Coleman 1999 — *Ross K. C., Coleman J. R.* Audiogenic seizures in the developmentally primed Long-Evans rat // *Dev. Psychobiol.* 1999. Romanova. 34. № 4. P. 303—313.
- Ross, Coleman 2000 — *Ross K. C., Coleman J. R.* Developmental and genetic audiogenic seizure models: behavior and biological substrates // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2000. V. 24. № 6. P. 639—653.
- Rousse et al. 1998 — *Rousse I., Beaulieu S., Rowe W., Meaney M. J., Barden N., Rochford J.* Spatial memory in transgenic mice with impaired glucocorticoid receptor function // *Neuroreport.* 1997. 8 (4). P. 841—845.
- Royer et al. 2010 — *Royer S., Sirota A., Patel J., Buzsaki G.* Distinct representations and theta dynamics in dorsal and ventral hippocampus // *J. Neurosci.* 2010. 30 (5). P. 1777—1787.
- Rumbaugh 1990 — *Rumbaugh D. M.* Comparative psychology and the great apes: their competence in learning, language, and numbers // *Psychol. Rec.* 1990. V. 40. № 1. P. 15—39.
- Rumbaugh et al. 2000 — *Rumbaugh D. M., Beran M. J., Hillix W. A.* Cause-effect reasoning in humans and animals // *Heyes C., Huber L.* (eds). *The Evolution of Cognition. A Bradford Book: The MIT Press*, 2000. P. 221—239. (The Vienna Series in Theoretical Biology.)

- Rumbaugh et al. 2007 — *Rumbaugh D. M., Savage-Rumbaugh E. S., Taglialatela J. P.* (L. Squire, ed.) *Language Nonhuman Animals*. The New Encyclopedia of Neuroscience. N. Y.: Elsevier, 2007.
- Rumbaugh et al. 2011 — *Rumbaugh D. M., Savage-Rumbaugh E. S., King J. E., Taglialatela J. P.* *The Foundations of Primate Intelligence and Language, The Human Brain Evolving: Paleoneurological Studies in Honor of R. L. Holloway*. Stone Age Institute Press. 2011.
- Rumbaugh, Washburn 1993 — *Rumbaugh D. M., Washburn D. A.* Counting by chimpanzees and ordinality judgements by macaques in video-formatted tasks // *The Development of Numerical Competence: Animal and Human Models*. Hillsdale (NJ): Erlbaum, 1993. P. 87—106.
- Rumbaugh, Washburn 2003 — *Rumbaugh D. M., Washburn D. A.* *Intelligence of Apes and Other Rational Beings*. Yale University Press, 2003.
- Ryan et al. 1990 — *Ryan A. F., Keithley E. M., Wang Z. X., Schwartz I. R.* Collaterals from lateral and medial olivocochlear efferent neurons innervate different regions of the cochlear nucleus and adjacent brainstem // *J. Comp Neurol*. 1990. V. 300. № 4. P. 572—582.
- Ryasina et al. 1988 — *Ryasina T. V., Koshelev V. B., Krushinsky A. L., Lozhnikova S. M., Sotskaya M. N., Lyudkovskaya I. G.* The role of short-term hypobaric hypoxia in prevention of disorders of the cerebral circulation in rats during acoustic stress // *Brain Res*. 1988. V. 473. № 1. P. 153—156.
- Sago et al. 1998 — *Sago H., Carlson E. J., Smith D. J. †, Kilbridge J., Rubin E. M., Mobley W. C., Epstein C. J., Huang T. T.* Ts1Cje, a partial trisomy 16 mouse model for Down syndrome, exhibits learning and behavioral abnormalities // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998. V. 95. P. 6256—6261.
- Savage-Rumbaugh et al. 1993 — *Savage-Rumbaugh E. S., Murphy J., Sevcik R. A., Brakke K. E., Williams, Rumbaugh D. M.* Language comprehension in ape and child // *Monographs of the Society for Research in Child Development*. Serial № 233. 1993. V. 58. № 3—4.
- Savage-Rumbaugh et al. 2000 — *Savage-Rumbaugh E. S., Fields W., Taglialatela J.* (2000). Ape consciousness-human consciousness: a perspective informed by language and culture // *American Zoologist*. 2000. 40 (6). P. 910—921.
- Savage-Rumbaugh et al. 2001 — *Savage-Rumbaugh E. S., Shanker S. G., Taylor T. J.* *Apes, Language, and the Human Mind*. Oxford University Press, 2001.
- Savage-Rumbaugh et al. 2006 — *Savage-Rumbaugh E. S., Rumbaugh D. M., Fields W. M.* *Language as a Window on the Cultural Mind* // *Hurley S.* (ed.). *Rational Animals*, Oxford: Oxford University Press, 2006.
- Savage-Rumbaugh, Lewin 1994/2003 — *Savage-Rumbaugh E. S., Lewin R.* *Kanzi. The Ape at the Brink of the Human Mind*. N. Y.: J. Wiley and Sons, Inc., 1994/2003.
- Sawrey et al. 1994 — *Sawrey D. K., Keith J. R., Backes R. C.* Place learning by three vole species (*Microtus ochrogaster*, *M. montanus*, *M. pennsylvanicus*) in the Morris swim task // *J. Comp. Psychol*. 1994. 108. P. 179—188.
- Scarlattelli-Lima et al. 2003 — *Scarlattelli-Lima A. V., Magalhães L. H., Doretto M. C., Moraes M. F.* Assessment of the seizure susceptibility of Wistar Audiogenic rat

- to electroshock, pentylenetetrazole and pilocarpine // *Brain Res.* 2003. V. 960. № 1—2. P. 184—189.
- Schaefer et al. 2009 — *Schaefer T. L., Vorhees C. V., Williams M. T.* Mouse plasma-cytoma-expressed transcript 1 knock-out induced 5-HT disruption results in a lack of cognitive deficits and an anxiety phenotype complicated by hypoactivity and defensiveness // *Neurosci.* 2009. V. 164. P. 1431—1443.
- Schino et al. 1990 — *Schino G., Spinozzi G., Berlinguer L.* Object concept and mental representation in *Cebus apella* and *Macaca fascicularis* // *Primates.* 1990. V. 31. P. 537—544.
- Schmajuk, Blair 1993 — *Schmajuk N. A., Blair H. T.* Stimulus configuration, spatial learning, and hippocampal function // *Behav. Brain Res.* 1993. V. 59. № 1—2. P. 103—117.
- Schmidt et al. 2012 — *Schmidt B., Marrone D. F., Markus E. J.* Disambiguating the similar: the dentate gyrus and pattern separation // *Behav. Brain Res.* 2012. 226 (1). P. 56—65.
- Schrott et al. 1989 — *Schrott A., Stephan K., Spoendlin H.* Hearing with selective inner hair cell loss // *Hear Res.* 1989. V. 40. № 3. P. 213—219.
- Schuck-Paim et al. 2009 — *Schuck-Paim C., Borsari A., Ottoni E. B.* Means to an end: Neotropical parrots manage to pull strings to meet their goals // *Anim. Cogn.* 2009. V. 12. P. 287—301.
- Scott, Fuller 1965/1998 — *Scott J. P., Fuller J. L.* Genetics and the Social Behavior of the Dog. The Univ. Chicago Press, 1965; 2 ed. 1998.
- Seed et al. 2006 — *Seed A. M., Tebbich S., Emery N. J., Clayton N. S.* Investigating physical cognition in rooks (*Corvus frugilegus*) // *Current Biology.* 2006. V. 16. P. 697—701.
- Seed et al. 2009 — *Seed A., Emery N., Clayton N.* Intelligence in corvids and apes: A case of convergent evolution? // *Ethology.* 2009. V. 5. P. 401—420.
- Segu et al. 2008 — *Segu L., Pascaud A., Coste P., Darmon M., Buhot M. C.* Impairment of spatial learning and memory in ELKL Motif Kinase (EMK1/MARK2) knockout mice // *Neurobiol. Aging.* 2008. 29 (2). P. 231—240.
- Seppanen, Forsman 2007 — *Seppanen T.-J., Forsman T.J.* Interspecific social learning: novel preference can be acquired from a competing species // *Current Biology.* 2007. V. 17. P. 1248—12??.
- Seyfried et al. 1980 — *Seyfried T. N., Yu R. K., Glaser G. H.* Genetic analysis of audiogenic seizure susceptibility in C57BL/6J X DBA/2J recombinant inbred strains of mice // *Genetics.* 1980. V. 94. № 3. P. 701—718.
- Seyfried et al. 1984 — *Seyfried T. N., Glaser G. H., Yu R. K.* Genetic analysis of serum thyroxine content and audiogenic seizures in recombinant inbred and congenic strains of mice // *Exp Neurol.* 1984. V. 83. № 2. P. 423—428.
- Sherrington 1947 — *Sherrington C. S.* The Integrative Action of the Nervous System. New Haven (CT): Yale Univ. Press, 1947.
- Sidman 2008 — *Sidman M.* Symmetry and equivalence relations in behavior // *Cognitive Studies.* 2008. V. 15. P. 322—332.
- Sidman et al. 1982 — *Sidman M., Rauzin R., Lazar R., Cunningham S., Tailby W., Carrigan P.* A search for symmetry in the conditional discriminations of rhesus

- monkeys, baboons, and children // *J. of the Exp. Analysis of Behavior*. 1982. V. 37. P. 23—44.
- Siegel, Callaway 2003 — *Siegel R. M., Callaway E. M.* Francis Crick's legacy for neuroscience: between the alpha and the Omega // *PLoS Biol*. 2004. Dec; 2 (12). e419.
- Siemann et al. 1996 — *Siemann M., Delius J. D., Wright A. A.* Transitive responding in pigeons: Influences of stimulus frequency and reinforcement history // *Behavioural Processes*. 1996. V. 37. P. 185—195.
- Siemann, Delius 1998 — *Siemann M., Delius J. D.* Algebraic learning and neural network models for transitive and nontransitive responding // *European J. of Cognitive Psychology*. 1998. V. 10. P. 307—334.
- Simler et al. 1994 — *Simler S., Hirsch E., Danober L., Motte J., Vergnes M., Marescaux C.* C-fos expression after single and kindled audiogenic seizures in Wistar rats // *Neurosci Lett*. 1994. V. 175. № 1—2. P. 458—462.
- Simonyi et al. 2010 — *Simonyi A., Schachtman T. R., Christoffersen G. R. J.* Metabotropic glutamate receptor subtype 5 antagonism in learning and memory // *Eur J Pharmacol*. 2010. August 10; 639 (1—3). P. 17—25.
- Skradski et al. 2001 — *Skradski S. L., Clark A. M., Jiang H., White H. S., Fu Y. H., Ptáček L. J.* A novel gene causing a mendelian audiogenic mouse epilepsy // *Neuron*. 2001. V. 31. № 4. P. 537—544.
- Sluyter et al. 1998 — *Sluyter F., Marican C. C., Roubertoux P. L., Crusio W. E.* Radial maze learning in two inbred mouse strains and their reciprocal congenics for the non-pseudoautosomal region of the Y chromosome // *Brain Res*. 1999. 35 (1). P. 68—73.
- Smirnova et al. 2000 — *Smirnova A. A., Lazareva O. F., Zorina Z. A.* Use of number by crows: investigation by matching and oddity learning // *J. of Experim. Analysis of Behavior*. 2000. V. 73. P. 163—176.
- Snyder et al. 2009 — *Snyder J. S., Radik R., Wojtowicz J. M., Cameron H. A.* Anatomical gradients of adult neurogenesis and activity: young neurons in the ventral dentate gyrus are activated by water maze training // *Hippocampus*. 2009. 1. P. 360—370.
- Sombati, Hoyle 1984 — *Sombati S., Hoyle G.* Generation of specific behaviors in a locust by local release into neuropil of the natural neuromodulator octopamine // *J. Neurobiol*. 1984. V. 15. P. 481—506.
- Sommer 2009 — *Sommer C.* Neuronal plasticity after ischemic preconditioning and TIA-like preconditioning ischemic periods // *Acta Neuropathol*. 2009. V. 117. P. 511—523.
- Soto et al. 2013 — *Soto F. A., Waldschmidt J. G., Helie S., Ashby F. G.* Brain activity across the development of automatic categorization: a comparison of categorization tasks using multi-voxel pattern analysis // *Neuroimage*. 2013. May 1; 71. P. 284—297.
- Sparks, Buckholtz 1985 — *Sparks D. L., Buckholtz N. S.* Combined inhibition of serotonin uptake and oxidative deamination attenuates audiogenic seizures in DBA/2J mice // *Pharmacol Biochem Behav*. 1985. V. 23. № 5. P. 753—757.

- Stanojlović et al. 2000 — *Stanojlović O., Zivanović D., Susić V.* N-Methyl-D-aspartic acid- and metaphit-induced audiogenic seizures in rat model of seizures // *Pharmacol. Res.* 2000. V. 42. № 3. P. 247—253.
- Statnick et al. 1996 — *Statnick M. A., Maring-Smith M. L., Clough R. W., Wang C., Dailey J. W., Jobe P. C., Browning R. A.* Effect of 5,7-dihydroxytryptamine on audiogenic seizures in genetically epilepsy-prone rats // *Life Sci.* 1996. V. 59. № 21. P. 1763—1767.
- Steiger, Hanggi 2007 — *Steiger H.-J., Hanggi D.* Ischaemic preconditioning of the brain, mechanisms and applications // *Acta Neurochir.* 2007. V. 149. № 1. P. 1—10.
- Steinberger et al. 2003 — *Steinberger D., Reynolds D. S., Ferris P., Lincoln R., Datta S., Stanley J., Paterson A., Dawson G. R., Flint J.* Genetic mapping of variation in spatial learning in the mouse // *J. Neurosci.* 2003. 15. P. 2426—2433.
- Stevenson et al. 2005 — *Stevenson P., Dyakonova V. E., Rillich J., Schildberger K.* Octopamine and experience-dependent modulation of aggression in crickets // *J. Neurosci.* 2005. V. 25. № 6. P. 1431—1441.
- Stingelin 1958 — *Stingelin W.* Vergleichende morphologische untersuchungen am Vorderhirn der Vogel auf cytoarchitektonischer Grundlage. Basel: Helbing & Lichtenhahn Publ., 1958.
- Stuermer, Wetzel 2006 — *Stuermer I. W., Wetzel W.* Early experience and domestication affect auditory discrimination learning, open field behaviour and brain size in wild Mongolian gerbils and domesticated laboratory gerbils (*Meriones unguiculatus forma domestica*) // *Behav. Brain Res.* 2006. V. 173. № 1. P. 11—21.
- Suzuki et al. 2009 — *Suzuki H., Katayama K., Takenaka M., Amakasu K., Saito K., Suzuki K.* A spontaneous mutation of the *Wwox* gene and audiogenic seizures in rats with lethal dwarfism and epilepsy // *Genes Brain Behav.* 2009. 8 (7). P. 650—660.
- Syková, Nicholson 2008 — *Syková E., Nicholson C.* Diffusion in brain extracellular space // *Physiol. Rev.* 2008. V. 88. № 4. P. 1277—1340.
- Takao et al. 2006 — *Takao T., Murakami H., Fukuda M., Kawaguchi T., Kakita A., Takahashi H., Kudoh M., Tanaka R., Shibuki K.* Transcranial imaging of audiogenic epileptic foci in the cortex of DBA/2J mice // *Neuroreport.* 2006. V. 17. № 3. P. 267—271.
- Taylor et al. 2009 — *Taylor A. H., Hunt G. R., Medina F. S., Gray R. D.* Do New Caledonian crows solve physical problems through causal reasoning? // *Proceedings of the Royal Society London B.* 2009. V. 276. P. 247—254.
- Taylor et al. 2010 — *Taylor A. H., Elliffe D., Hunt G. R., Gray R. D.* Complex cognition and behavioural innovation in New Caledonian crows // *Proc. R. Soc. B.* 2010. V. 277. P. 2637—2643.
- Tebich et al. 2007 — *Tebich S., Seed A. M., Emery N. J., Clayton N. S.* Non-tool-using rooks, *Corvus frugilegus*, solve the trap-tube problem // *Anim. Cogn.* 2007. V. 10. № 2. P. 225—231.
- Terra, Garcia-Cairasco 1992 — *Terra V. C., Garcia-Cairasco N.* Neuroethological evaluation of audiogenic seizures and audiogenic-like seizures induced by microinjection of bicuculline into the inferior colliculus. II. Effects of nigral clobazam microinjections // *Behav Brain Res.* 1992. V. 52. № 1. P. 19—28.

- Terra, Garcia-Cairasco 1994 — *Terra V. C., Garcia-Cairasco N.* NMDA-dependent audiogenic seizures are differentially regulated by inferior colliculus subnuclei // *Behav. Brain Res.* 1994. V. 62. P. 29—39.
- Terry 2009 — *Terry A. V. Jr.* Spatial Navigation (Water Maze) Tasks // *Buccafusco J. J.* (ed.). *Methods of Behavior Analysis in Neuroscience*. 2nd ed. Boca Raton (FL): CRC Press, 2009. Ch. 13.
- Teskey et al. 1998 — *Teskey G. C., Ossenkopp K. P., Kavaliers M., Innis N. K., Boon F. H.* Individual differences in radial maze performance and locomotor activity in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* // *Physiol Behav.* 1998. 65 (3). P. 555—561.
- Thompson 1995 — *Thompson R. K. R.* Natural and relational concepts in animals // *Roitblat H., Meyer J. A.* (eds). *Comparative approaches of cognitive sciences*. Cambridge: MIT, 1995. P. 175—224.
- Thompson et al. 1997 — *Thompson R., Oden D. L., Boysen S. T.* Language-naïve chimpanzees (*Pan troglodytes*) judge relation between relations in conceptual matching-to-sample task // *J. of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1997. V. 23. P. 31—43.
- Thompson, Oden 1996 — *Thompson R. K. R., Oden D. L.* A profound disparity revisited: Perception and judgment of abstract identity relations by chimpanzees, human infants, and monkeys // *Behavioural Processes (Special Issue: Cognition & Evolution)*. 1996. V. 35. P. 149—161.
- Thompson, Oden 2000 — *Thompson R. K. R., Oden D. L.* Categorical perception and conceptual judgments by nonhuman primates: The paleological monkey and the analogical ape // *Cognitive Science*. 2000. V. 24. P. 363—396.
- Timmermans et al. 2000 — *Timmermans S., Lefebvre L., Boire D., Basu P.* Relative size of the hyperstriatum ventrale is the best predictor of feeding innovation rate in birds // *Brain Behav Evol.* 2000. V. 56. № 4. P. 196—203.
- Tinbergen 1963 — *Tinbergen N.* On Aims and Methods in Ethology // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1963. V. 20. P. 410—433.
- Tinkelpaugh 1932 — *Tinkelpaugh O. L.* Multiple delayed reaction with chimpanzee and monkeys // *J. Comp. Psychol.* 1932. V. 13. P. 207—243.
- Tolman 1948 — *Tolman E. C.* Cognitive maps in rats and men // *Psychol Rev.* 1948. 55 (4). P. 189—208.
- Tomasello, Call 1997 — *Tomasello M., Call J.* *Primate Cognition*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997.
- Tomasello, Call 2011 — *Tomasello M., Call J.* Methodological challenges in the study of primate cognition // *Science*. 2011. 334. P. 1227—1228.
- Tomonaga, Matsuzawa 2002 — *Tomonaga M., Matsuzawa T.* Enumeration of briefly presented items by the chimpanzee (*Pan troglodytes*) and humans (*Homo sapiens*) // *Animal Learning and Behavior*. 2002. V. 30 (2). P. 143—157.
- Tonegawa et al. 1996 — *Tonegawa S., Tsien J. Z., McHugh T. J., Huerta P., Blum K. I., Wilson M. A.* Hippocampal CA1-region-restricted knockout of NMDAR1 gene disrupts synaptic plasticity, place fields, and spatial learning // *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 1996. V. 61, P. 225—238.

- Tornton et al. 2010 — *Tornton A., Samson J., Clutton-Brock T.* Multi-generational persistence of traditions in neighbouring meerkat groups // *Proceedings of the Royal society.* 2010. doi:10.1098/rspb.2010.0611.
- Touzani et al. 2003 — *Touzani K., Marighetto A., Jaffard R.* Fos imaging reveals ageing-related changes in hippocampal response to radial maze discrimination testing in mice // *Eur. J. Neurosci.* 2003. 17 (3). P. 628—640.
- Tupal, Faingold 2006 — *Tupal S., Faingold C. L.* Evidence supporting a role of serotonin in modulation of sudden death induced by seizures in DBA/2 mice // *Epilepsia.* 2006. V. 47. № 1. P. 21—26.
- Tyč-Dumont et al. 2012 — *Tyč-Dumont S., Batini C., Horcholle-Bossavit G. J.* An old hypothesis and new tools: Alfred Fessard's approach to the problem of consciousness // *Hist Neurosci.* 2012. 21 (2). P. 170—188. doi: 10.1080/0964704X.2011.593118.
- Upchurch et al. 1988 — *Upchurch M., Pounder J. I., Wehner J. M.* Heterosis and resistance to DFP effects on spatial learning in C57BL X DBA hybrids // *Brain Res Bull.* 1988. Sep; 21 (3). P. 499—503.
- Upchurch, Wehner 1989 — *Upchurch M., Wehner J. M.* Inheritance of spatial learning ability in inbred mice: a classical genetic analysis // *Behav Neurosci.* 1989. Dec; 103 (6). P. 1251—1258.
- Urban, Willott 1979 — *Urban G. P., Willott J. F.* Response properties of neurons in inferior colliculi of mice made susceptible to audiogenic seizures by acoustic priming // *Exp Neurol.* 1979. V. 63. № 2. P. 229—243.
- Vancatova 1984 — *Vancatova M. A.* Chování primátů jako základní model pro pochopení lidského chování — lidoopi a; *Vancatova M.* The influence of imitation on tool using in capouchine monkeys (*Cebus apella*) // *Anthropologie.* 1984. V. 22. № 1. P. 1—2.
- Vancatova 2008a — *Vancatova M.* Tool behaviour in higher primates // *Вестник НГУ. Сер. «Психология».* 2008. Т. 2. №. 2. С. 61—69.
- Vancatova 2008b — *Vancatova M.* Creativity and innovative behaviour in primates on the example of picture-making activity of apes // *Вестник НГУ. Сер. «Психология».* 2008. Т. 2. № 2. С. 50—61.
- Vancatova 2009 — *Vancatova M. A.* Chování primátů jako základní model pro pochopení lidského chování — lidoopi a člověk — rozvoj kognitivních procesů a komunikace u lidoopů — vznik tradic. (In Czech: Primate behaviour as a model for understanding of human behaviour — apes and man — development of cognitive processes and communication in apes — the origin of traditions) // *Přívratský V., Teodoridis V., Vančata V.* (eds). *Biologické a biosociální faktory ovlivňující integraci žáků a studentů se specifickými potřebami.* Praha: Unie Comenius, 2009. P. 33—78.
- Van Dam et al. 2006 — *Van Dam D., Lenders G., De Deyn P. P.* Effect of Morris water maze diameter on visual-spatial learning in different mouse strains // *Neurobiol. Learn. Mem.* 2006., V. 85. № 2. P. 164—172.
- Vandebroek et al. 1999 — *Vandebroek I., Bouche K., D'Herde K., Caemaert J., Roels F., Odberg F. O.* A stereotaxic atlas of the forebrain of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // *Brain Res. Bull.* 1999. 48 (6). P. 555—567.

- Vander Wall, Balda 1981 — *Vander Wall S. B., Balda R. P.* Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1981. V. 56. P. 217—242.
- Vann et al. 2000 — *Vann S. D., Brown M. W., Erichsen J. T., Aggleton J. P.* Fos imaging reveals differential patterns of hippocampal and parahippocampal subfield activation in rats in response to different spatial memory tests // *J. Neurosci*. 2000. 20 (7). P. 2711—2718.
- Vasconcelos, Urcuioli 2011 — *Vasconcelos M., Urcuioli P.* Associative symmetry in a spatial sample-response paradigm // *Behavioural Processes*. 2011. V. 86. P. 305—315.
- Vaughan, Greene 1984 — *Vaughan W., Greene S. L.* Pigeon visual memory capacity // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 1984. V. 10. P. 256—271.
- Vinogradova et al. 2005 — *Vinogradova L. V., Kuznetsova G. D., Coenen A. M.* Audiogenic seizures associated with a cortical spreading depression wave suppress spike-wave discharges in rats // *Physiol Behav*. 2005. V. 86. № 4. P. 554—558.
- Visalberghi, Frigaszy 1995 — *Visalberghi E., Frigaszy D. M.* Savage-Rumbaugh S. Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*) // *J. of Comp. Psychol.* 1995. V. 109. P. 52—60.
- Volter, Call 2012 — *Völter C., Call J.* Problem solving in great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo abelii*): The effect of visual feedback // *Animal Cognition*. 2012. 15 (5). P. 923—936.
- von Fersen et al. 1991 — *von Fersen L., Wynne C. D. L., Delius J. D., Staddon J. E. R.* Transitive inference formation in pigeons // *J. of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1991. V. 17. P. 334—341.
- Vonk 2003 — *Vonk J.* Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) and orangutan (*Pongo abelii*) understanding of first- and second-order relations // *Animal Cognition*. 2003. № 6. P. 77—86.
- Vyssotski et al. 2002 — *Vyssotski A. L., Dell'Omo G., Vyssotski D. L. et al.* Long-term monitoring of hippocampus dependent behavior in naturalistic settings: mutant mice lacking neurotrophin receptor TrkB in the forebrain show spatial learning but impaired behavioral flexibility // *Hippocampus*. 2002. V. 12. P. 27—38.
- Wahlsten 2011 — *Wahlsten D.* Mouse behavioral testing. How to use mice in behavioral neuroscience. Elsevier, Academic Press, 2011.
- Wahlsten et al. 1993 — *Wahlsten D., Bulman-Fleming B., Wainwright P. E., Levesque S., Krem-Pulec L., Bulman-Fleming B., McCutcheon D.* Effects of environmental enrichment on cortical depth and Morris-maze performance in B6D2F2 mice exposed to ethanol // *Neurotoxicol. Teratol.* 1993. V. 15. P. 11—20.
- Wahlsten et al. 2006 — *Wahlsten D., Bachmanov A., Finn D. A., Crabbe J. C.* Stability of inbred mouse strain differences in behavior and brain size between laboratories and across decades // *PNAS*. 2003. V. 103. P. 16364—16369.
- Ward, Zahavi 1973 — *Ward P., Zahavi A.* The importance of certain assemblages of birds as «information-center» for food-finding // *Ibis*. 1973. V. 115 (4). P. 517—534.

- Washburn, Rumbaugh 1992 — *Washburn D. A., Rumbaugh D. M.* Comparative assessment of psychomotor performance: target prediction by humans and macaques (*Macaca mulatta*) // *J. Exp. Psychol. Gen.* 1992. V. 121. № 3. P. 305—312.
- Wasserman et al. 2001 — *Wasserman E. A., Fagot J., Young M. E.* Same-Different Conceptualization by Baboons (*Papio papio*): The Role of Entropy // *J. of Comp. Psychol.* 2001. V. 115. № 1. P. 42—52.
- Wasserman, Zentall (eds) 2006 — *Wasserman E. A., Zentall T. S.* (eds). Comparative cognition. Experimental exploration of animal intelligence. N. Y.: Oxford University press, 2006.
- Watanabe et al. 2008 — *Watanabe M., Katsura K., Ohsawa I., Mizukoshi G., Takahashi K., Asoh S., Ohta S., Katayama Y.* Involvement of mitoKATP channel in protective mechanisms of cerebral ischemic tolerance // *Brain Res.* 2008. V. 1238. P. 199—207.
- Watson 1913 — *Watson J. B.* Psychology as the Behaviorist Views // *Psychol. Review.* 1913. V. 20. P. 158—177.
- Wehner et al. 1997 — *Wehner J. M., Radcliffe R. A., Rosmann S. T., Christensen S. C., Rasmussen D. L., Fulker D. W., Wiles M.* Quantitative trait locus analysis of contextual fear conditioning in mice // *Nat Genet.* 1997. Nov; 17(3). P. 331—334.
- Weih et al. 1999 — *Weih M., Kallenberg K., Bergk A., Dirnagl U., Harms L., Wernecke K. D., Einhaupl K. M.* Attenuated stroke severity after prodromal TIA: a role for ischemic tolerance in the brain? // *Stroke* 1999. V. 30. P. 1851—1854.
- Weir et al. 2002 — *Weir A. A. S., Chappell J., Kacelnik A.* Shaping of hooks in New Caledonian Crows // *Science.* 2002. V. 297. № 5583. P. 981—983.
- Weir et al. 2004 — *Weir A. A. S., Kenward B., Chappell J., Kacelnik A.* Lateralization of tool use in New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*) // *Proceedings of the Royal Society of London B (Suppl.)*. 2004. V. 271. P. S344—S346.
- Weir, Kacelnik 2006 — *Weir A. A. S., Kacelnik A.* New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*) creatively re-designs tools by bending or unbending aluminium strips // *Animal Cognition.* 2006. V. 9. P. 317—334.
- Whishaw et al. 2001 — *Whishaw I. Q., Metz G. A., Kolb B., Pellis S. M.* Accelerated nervous system development contributes to behavioral efficiency in the laboratory mouse: a behavioral review and theoretical proposal // *Dev Psychobiol.* 2001. V. 39 (3). P. 151—170.
- Whishaw, Tomie 1996 — *Whishaw I. Q., Tomie J.* Of mice and mazes: similarities between mice and rats on dry land but not water mazes // *Physiol Behav.* 1996. V. 60 (5). P. 1191—1197.
- White 1975 — *White M. J.* Chromosomal repatterning, regulations and restrictions. *Genetics.* 1975. V. 79. Suppl. 2. P. 63—71.
- White 2007 — *White D. J., Gros-Louis J., King A. P., Papakhian M. A., West M. J.* Constructing culture in cowbirds (*Molothrus ater*) // *Journal of Comparative Psychology.* 2007. V. 121. P. 113—122.
- Wilkie, Slobin 1983 — *Wilkie D. M., Slobin P.* Gerbils in space: performance on the 17-arm radial maze // *J. Exp. Anal. Behav.* 1983. V. 40. P. 301—312.
- Williams — *Williams R. W.* Measuring brain weight (Program) // URL: http://www.nervenet.org/iscope/mb1_10.html

- Williams et al. 1998 — *Williams R. W., Strom R. C., Goldowitz D.* Natural variation in neuron number in mice is linked to a major quantitative trait locus on chr 11 // *J. Neurosci.* 1998. V. 18. № 1. P. 138—146.
- Williams, Mulligan 2012 — *Williams R. W., Mulligan M. K.* Genetic and molecular network analysis of behavior // *Int Rev Neurobiol.* 2012. 104. P. 135—157. doi: 10.1016/B978-0-12-398323-7.00006-9
- Willott et al. 1979 — *Willott J. F., Lints C. E., Nenja L. H.* Changes in brain levels of NE and 5-HT are not responsible for attenuation of audiogenic seizures by spinal cordotomy // *Pharmacol. Biochem. Behav.* 1979. V. 10. № 6. P. 957—958.
- Willott, Lu 1980 — *Willott J. F., Lu S. M.* Midbrain pathways of audiogenic seizures in DBA/2 mice // *Exp Neurol.* 1980. V. 70. P. 288—299.
- Willott, Lu 1982 — *Willott J. F., Lu S. M.* Noise-induced hearing loss can alter neural coding and increase excitability in the central nervous system // *Science.* 1982. V. 216. № 4552. P. 1331—1334.
- Willows 1967 — *Willows A. O. D.* Behavioral acts elicited by stimulation of single, identifiable brain cells // *Science.* 1967. V. 157. P. 570—574.
- Willows 1968 — *Willows A. O. D.* Correlation of behavior with the activity of single identifiable neurons in the brain of Tritonia // *Salanki J.* (ed.). *Neurobiology of Invertebrates.* Budapest: Akad. Kiado, 1968. P. 443—461.
- Wilson 1961 — *Wilson D. M.* The central nervous control of flight in a locust // *J. Exp. Biol.* 1961. V. 38. P. 471—490.
- Wilson 1968 — *Wilson D. M.* Inherent asymmetry and reflex modulation of the locust flight motor pattern // *J. Exp. Biol.* 1968. V. 48. P. 631—641.
- Wilson et al. 1985a — *Wilson B. J., Mackintosh N. J., Boakes R. A.* Matching and oddity learning in the pigeon: Transfer effects and the absence of relational learning // *Quart. J. Exptl. Psychol.* 1985. V. 37B. P. 295—311.
- Wilson et al. 1985b — *Wilson B. J., Mackintosh N. J., Boakes R. A.* Transfer of relational rules in matching and oddity learning by pigeons and corvids // *Quarterly Journal of Experimental Psychology.* 1985. Vol. 37B. P. 313—332.
- Wimpenny et al. 2009 — *Wimpenny J. H., Weir A. A., Clayton L., Rutz C., Kacelnik A.* Cognitive processes associated with sequential tool use in New Caledonian crows // *PLoS One.* 2009. V. 4. № 8. e6471.
- Wright 1997 — *Wright A. A.* Concept learning and learning strategies // *Psychol. Sci.* 1997. V. 8. P. 119—123.
- Wynne 1995 — *Wynne C. D. L.* Reinforcement accounts for transitive inference performance // *Animal Learning and Behavior.* 1995. V. 23. P. 207—217.
- Xiao et al. 2010 — *Xiao J., Liang Y., Li K., Zhou Y., Cai W., Zhou Y., Zhao Y., Xing Z., Chen G., Jin L.* A novel strategy for genetic dissection of complex traits: the population of specific chromosome substitution strains from laboratory and wild mice // *Mamm Genome.* 2010. Aug; 21 (7—8). P. 370—376.
- Yagi et al. 2005 — *Yagi H., Takamura Y., Yoneda T., Konno D., Akagi Y., Yoshida K., Sato M.* Vlg1 knockout mice show audiogenic seizure susceptibility // *J. Neurochem.* 2005. V. 92. № 1. P. 191—202.
- Yanamoto et al. 2000 — *Yanamoto H., Nagata I., Sakata M., Zhang Z., Tohnai N., Sakai H., Kikuchi H.* Infarct tolerance induced by intra-cerebral infusion of re-

- combinant brain-derived neurotrophic factor // *Brain Res.* 2000. V. 859. № 2. P. 240—248.
- Yasuda et al. 1998 — *Yasuda S., Ishida N., Higashiyama A., Kato N.* Running fit and generalized tonic-clonic seizure are differently controlled by different subtype receptors in the brainstem // *Nihon Shinkei Seishin Yakurigaku Zasshi.* 1998. V. 18. № 4. P. 123—128.
- Yechikhov et al. 2001 — *Yechikhov S., Morenkov E., Chulanova T., Godukhin O., Shchipakina T.* Involvement of cAMP- and Ca²⁺/calmodulin-dependent neuronal protein phosphorylation in mechanisms underlying genetic predisposition to audiogenic seizures in rats // *Epilepsy Res.* 2001. V. 46. № 1. P. 15—25.
- Yerkes 1925 — *Yerkes R. M.* Almost human. The Century Company, 1925.
- Yoerg, Kamil 1991 — *Yoerg S. I., Kamil A. C.* Integrating cognitive ethology with cognitive psychology // *Cognitive Ethology: The Mind of Other Animals.* Hillsdale: Lawrence Erlbaum Assoc, 1991. P. 271—290.
- Yu et al. 2000 — *Yu L., Fisher H., Wagner G. C.* Monoaminergic changes associated with audiogenic seizures in ethanol-dependent rats // *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psych.* 2000. V. 24. № 8. P. 1379—1392.
- Yukawa et al. 2006 — *Yukawa K., Tanaka T., Bai T., Li L., Tsubota Y., Owada-Makabe K., Maeda M., Hoshino K., Akira S., Iso H.* Deletion of the kinase domain from death-associated protein kinase enhances spatial memory in mice // *Int. J. Mol. Med.* 2006. V. 17. P. 869—873.
- Zarcone et al. 2004 — *Zarcone T. J., Chen R., Fowler S. C.* Differential acquisition of food reinforced disk pressing by CD-1, BALB/cJ and C57BL/6J mice // *Behav. Brain Res.* 2004. 52 (1). P. 1—9.
- Zentall et al. 2008 — *Zentall T. R., Wasserman E. A., Lazareva O. F., Thompson R. K. R., Rattermann M. J.* Concept learning in animals // *Comparative Cognition & Behavior Reviews.* 2008. V. 3. P. 13—45.
- Zhang L. X. et al. 1993 — *Zhang L. X., Zhou Y., Du Y., Han J. S.* Effect of CCK-8 on audiogenic epileptic seizure in P77PMC rats // *Neuropeptides.* 1993. V. 25. № 1. P. 73—76.
- Zhang Q.-G. et al. 2009 — *Zhang Q.-G., Wang R.-M., Han D., Yang L.-C., Li J., Brann D. W.* Preconditioning Neuroprotection in Global Cerebral Ischemia Involves NMDA Receptor-Mediated ERK-JNK3 Crosstalk // *Neurosci Res.* 2009. V. 63. № 3. P. 205—212.
- Zhao et al. 2009 — *Zhao M., Ma H., Suh M., Schwartz T. H.* Spatio-temporal dynamics of perfusion and oximetry during ictal discharges in the rat neocortex // *J. Neurosci.* 2009. V. 29. № 9. P. 2814—2823.
- Zheng et al. 2011 — *Zheng Y., Balabhadrapatruni S., Masumura C., Darlington C. L., Smith P. F.* Effects of the putative cognitive-enhancing ampakine, CX717, on attention and object recognition memory // *Curr Alzheimer Res.* 2011. Dec; 8 (8). P. 876—882.
- Ziebarth et al. 2012 — *Ziebarth J. D., Cook M. N., Wang X., Williams R. W., Lu L., Cui Y.* Treatment-and population-dependent activity patterns of behavioral and expression QTLs. 2012. *PLoS One*, 7, e31805/

- Zilles et al. 2000 — Zilles K., Wu J., Crusio W. E., Schwegler H. Water maze and radial maze learning and the density of binding sites of glutamate, GAB A, and serotonin receptors in the hippocampus of inbred mouse strains // *Hippocampus*. 2000. 10 (3). P. 213—225.
- Zivanovic et al. 1997 — Zivanovic D., Susic V., Stanojlovic O. APH, an N-methyl-D-aspartate receptor antagonist, blocks the metaphit-induced audiogenic seizures in rats // *J. Physiol Paris*. 1997. V. 91. № 6. P. 317—323.
- Zorina 1997 — Zorina Z. A. Reasoning in birds // Turpaev T. M. (ed.) *Physiology and gen. biology reviews*. V. 11. 1997.
- Zorina 2005 — Zorina Z. A. Animal intelligence: Laboratory experiments and observations in nature // *Entomological Review*. 2005. V. 85. Suppl. 1. P. S42—S54.
- Zorina, Smirnova 2005 — Zorina Z. A., Smirnova A. A. Concept-formation in crows // 9-th European Congress of Psychology. Granada, July 2005. P. 155.
- Zsuga et al. 2008 — Zsuga J., Gesztelyi R., Juhasz B., Kemeny-Beke A., Fekete I., Csiba L., Bereczki D. Prior transient ischemic attack is independently associated with lesser in-hospital case fatality in acute stroke // *Psychiatry Clin. Neurosci*. 2008. V. 62. № 6. P. 705—712.
- Zucca et al. 2007 — Zucca P., Milos N., Vallortigara G. Piagetian object permanence and its development in Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) // *Anim Cogn*. 2007. V. 10. № 2. P. 243—258.
- VIII IEC 1963 — VIII International Ethological Conference, Den Haag, September 12—22, 1963; abstracts. Den Haag: s.n., 1963.
- XVI ICZ 1963 — XVI International Congress of Zoology: Program. Washington: National Academies, 1963.

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ:
К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Л. В. КРУШИНСКОГО (1911—1984)

Корректор О. Ланцова

Оригинал-макет подготовлен К. Москалевым

Художественное оформление переплета И. Богатыревой

Подписано в печать 27.11.2013 Формат 60×90 ¹/₁₆.
Бумага офсетная № 1, печать офсетная. Гарнитура Times.
Усл. печ. л. 33. Тираж 350. Заказ №

Издательство «Языки славянской культуры»

№ госрегистрации 1037739118449.

Phone: **959-52-60** E-mail: **Lrc.phouse@gmail.com**

Site: **<http://www.lrc-press.ru>**, **<http://www.lrc-lib.ru>**



Крушинский Леонид Викторович (1911—1984), профессор, член-корреспондент АН СССР, возглавлял созданную им лабораторию физиологии и генетики поведения на кафедре высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова. Л. В. Крушинский — выдающийся специалист в области поведения животных. Одним из первых не только в нашей стране, но и в мире Л. В. Крушинский начал заниматься генетическими основами поведения животных. Много лет Леонид Викторович работал в области служебного собаководства, его исследования в области кинологии не устарели и сегодня. Он был также страстным натуралистом, тонко понимал и очень хорошо знал жизнь леса и его обитателей. Его знания в области физиологии и генетики, подкрепленные данными тонких наблюдений в природе, позволили сформулировать представление об элементарной рассудочной деятельности животных. Учение об элементарной рассудочной деятельности, которое по праву связано с именем Л. В. Крушинского, в настоящее время составляет основу одного из направлений когнитивной науки.

ISBN 978-5-9551-0654-0



9 785955 106540 >